

THÈSE

en Cotutelle Franco-suisse présentée à

L'U.F.R. DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE L'UNIVERSITÉ DE
FRANCHE COMTÉ

Pour obtenir les grades de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ,

Spécialité Sciences de la Vie et de l'Environnement

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL,

Spécialité Sciences de la Vie

MODELISATION DE LA RELATION ENTRE
PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE, VEGETATION
ET PRATIQUES PASTORALES EN MOYENNE
MONTAGNE (PYRENEES ET JURA)

Application pour l'interprétation des données
polliniques fossiles

Par

Florence Mazier

Thèse soutenue le 3 Novembre 2006

Composition du Jury :

A. Buttler	Professeur, Université de Franche-Comté	Directeur
M. Rahier	Professeur, Université de Neuchâtel (Suisse)	Co-directeur
D.Galop	Chargé de recherche, CNRS, Université de Franche-Comté	Co-directeur
T.Tatoni	Professeur, Université de Marseille	Rapporteur
M.-J. Gaillard	Professeur, Université de Kalmar (Suède)	Rapporteur
J.-M. Gobat	Professeur, Université de Neuchâtel (Suisse)	Examineur
W. Tinner	Privat docent, Université de Berne (Suisse)	Examineur

MODELISATION DE LA RELATION ENTRE PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE, VEGETATION ET PRATIQUES PASTORALES EN MOYENNE MONTAGNE (PYRENEES ET JURA)

Application pour l'interprétation des données polliniques fossiles



Yatzéméta (Meule de fougère aigle – Pays Basque) (Mazier, 2002)

REMERCIEMENTS

Mon travail de thèse résulte d'un parcours que je qualifierais de « saute mouton », ce parcours m'a permis de rencontrer au fur et à mesure de ces cinq années les personnes qui ont initié, alimenté, soutenu et agrémenté ce travail.

On a souvent parlé, au cours de cette thèse, de transdisciplinarité ; qu'il me soit permis ici d'exprimer toute ma gratitude et reconnaissance à ceux qui sont à l'origine de cette transdisciplinarité.

DU POLLEN AUX RELATIONS HUMAINES...

Honneur à mes Directeurs de thèse, les fondateurs de ce travail. Le duo Alexandre Buttler– Didier Galop, l'un phytoécologue – statisticien, l'autre géographe - palynologue, l'un Neuchâtelois l'autre Toulousain, une véritable rencontre de caractères, de cultures et de méthodologies scientifiques.

Au travers de nos discussions, ils m'ont apporté une compréhension plus approfondie des divers aspects du sujet. Je salue aussi leur souplesse et leur ouverture d'esprit qui ont su me laisser une large marge de liberté pour mener à bien ce travail de recherche.

Je remercie Alexandre Buttler, pour sa patience, son esprit d'équipe, ses encouragements permanents et son sens de l'orientation...quoique Clin d'œil particulier pour cette journée de brouillard basque en juillet 2002; lorsque perdus et perchés au dessus des crêtes abruptes d'Harpéa, j'ai bien cru que nous devrions passer la nuit dehors en compagnie des manechs à tête noire...

Que serait cette thèse sans l'initiateur du sujet, Didier Galop dont l'énergie et les idées ont alimenté mon travail. Grâce à lui, j'ai pu m'initier aux disciplines du paléoenvironnement et il a su, par son enthousiasme, sa disponibilité, dynamiser et réorienter cette recherche quand il fut nécessaire. Je lui dois de m'avoir fait rencontrer « mes » montagnes basques, ses habitants et leurs terroirs, je ne saurais jamais assez le remercier pour ce magnifique cadeau.

Cette thèse n'aurait vu le jour sans la confiance, la patience et la générosité de Marie-José Gaillard. Je la remercie vivement pour le temps, les discussions et les conseils qu'elle m'a accordés tout au long de ces années, d'avoir cru en mes capacités et de m'avoir permis d'intégrer le réseau POLLANDCAL.

Je remercie sincèrement Martine Rahier pour avoir accepté la cotutelle neuchâteloise – bisontine et les membres du Jury Marie-José Gaillard, Thierry Tatoni, Jean-Michel Gobat, Willy Tinner, qui ont accepté de rapporter et d'examiner ce manuscrit.

Cette thèse en cotutelle franco-suisse a bénéficié du soutien scientifique, logistique, technique et relationnel de plusieurs laboratoires de recherche. J'exprime ma gratitude à l'ensemble des membres du laboratoire de Chrono-Ecologie (Besançon), du laboratoire Géode (Toulouse), du laboratoire Systèmes Ecologiques (Lausanne) et de l'Institut des plantes (Bern).

Côté bisontin, je tiens en particulier à exprimer ma reconnaissance à Hervé Richard pour m'avoir accueillie au sein de son laboratoire et m'avoir soutenue dans ma recherche et dans mes relations franco-suisse tout au long de ces années. Qu'il me soit permis d'exprimer toute mon affection à Anne Vignot : sa persuasion, son enthousiasme, sa persévérance, sa disponibilité sans faille, son écoute pendant les moments critiques m'ont permis d'atteindre mes objectifs et de finaliser ce mémoire. Sans elle, je ne me serais jamais engagée dans une telle aventure humaine et scientifique et sans elle, je n'y serais jamais parvenue. Comment oublier mon compère de bureau,

Jean-Daniel Tissot, alias JD, toujours là quelque soit l'heure, toujours disponible quelque soit sa charge de travail, toujours compétent et efficace quelque soit la tâche à accomplir. Je ne trouve pas les mots suffisants pour lui exprimer quel plaisir et quelle joie ce fut pour moi de partager son bureau et toutes les discussions, personnelles et scientifiques, qui nous ont animés durant ces années. Merci également à Isabelle Jouffroy pour sa bonne humeur permanente et ses précieux conseils, à Odile Peyron pour ses encouragements et son écoute lors des moments critiques, à Michel Magny pour son aide et son soutien lors de la préparation orale de ce mémoire, à Pascal Ruffaldi et Carole Bégeot pour m'avoir orientée pendant mes années d'enseignement.

Côté Lausannois en particulier et Suisse en général, je remercie Pascal Vittoz et François Gillet pour m'avoir initiée aux méthodes phytosociologiques et pour m'avoir aidée à répondre à un certain nombre de questions pratiques, techniques, ou scientifiques, que je me suis posée. Merci également à Per Sjögren pour les nombreuses discussions et échanges scientifiques, à Brigitta Ammann pour sa générosité et pour m'avoir soutenue et permis de rencontrer Marie-José Gaillard, à Zuzu Gadallah pour s'être autant investie sur les problèmes de SIG, à Jacqueline van Leeuwen et Pim van der Knaap pour avoir acquis les données polliniques suisses indispensables à mon travail, à Jean David Teusher pour les données pédologiques et à Sylvain Meier (Service des forêts, de la faune et de la Nature) pour m'avoir si généreusement procuré les données floristiques du Canton de Vaud.

La qualité et la continuité des données présentées ici sont le fruit d'un travail d'équipe, intégrant des membres de plusieurs programmes de recherche. Par ordre chronologique, je souhaite adresser mes remerciements aux membres :

- des programmes PCR, APN et ATIP sur les montagnes basques et cerdanes, en particulier à Christine Rendu et Pierre Campmajo pour m'avoir accueillie pendant les fouilles archéo et m'avoir fait vivre un moment inoubliable au Pla de l'Orri (pas plat du tout) à 2700m d'altitude avec la tramontane et l'ours des Pyrénées !

- du module 6 du programme NCCR Plant survival, en particulier à Hélène Wagner pour avoir régulièrement corrigé mon anglais et m'avoir incitée à collaborer avec l'équipe de Bern. Merci à Christoph Scheidegger pour avoir pris en charge financièrement une partie de mes déplacements aux workshops du network POLLANDCAL.

- du network POLLANDCAL. Merci Marie-José Gaillard de m'avoir permis d'intégrer ce programme, de m'avoir initiée à la théorie des modèles de dispersion et de déposition pollinique et de m'avoir permis de rencontrer régulièrement les personnes impliquées dans ce programme. Ces rencontres sont à la base d'une large partie de mon travail et de mes réflexions, mais également, elles m'ont largement ouvert les portes et les paysages de l'Europe du Nord. Je souhaite en particulier remercier, par ordre alphabétique, Anna Broström (Lund – Suède), Sheila Hicks (Oulu – Finlande), Anne Brigitte Nielsen (Copenhague - Danemark) et Shinya Sugita (Minnesota – USA). Je remercie Anna Broström, qui a notablement contribué à ma compréhension des problèmes liés à l'analyse de la relation pollen/végétation. Je la remercie pour la patience et la disponibilité dont elle a fait preuve pour discuter certains des aspects scientifiques et techniques du sujet, mais aussi, pour résoudre les difficultés que j'ai rencontrées avec l'utilisation des outils et du matériel informatique. Je lui suis également très reconnaissante pour son accueil lors de mon séjour en Suède et pour m'avoir initiée à la gastronomie suédoise (Ostkaka, Nyponsoppa, Västerbotten....et la fameuse soupe de sang) et m'avoir fait découvrir le grenier de la Suède avec son eau de mer non salée, ses chevreuils albinos...il est quand même étrange ce pays ! Merci à Sheila Hicks pour avoir partagé mes repas suédois agrémentés de longues et stimulantes discussions scientifiques tout en sirotant un petit verre de vin. Enfin, je voudrais exprimer toute ma gratitude à Shinya Sugita pour m'avoir éclairée sur la théorie des modèles de dispersion (même si ce ne fut pas toujours facile de déchiffrer ses pages de formules mathématiques !), pour avoir toujours répondu rapidement à mes interrogations, pour avoir accompagné et encouragé mes réflexions et pour cette ballade sur les routes du sel franc-comtois en mai 2005.

L'acquisition des données sur le terrain a été possible grâce à la présence et à l'aide d'un grand nombre de personnes auxquelles je suis si redevable. Leur patience pour les milliers de coches sur les fiches de relevés méritent d'être fortement soulignée : Barbara, Cécile, Onésime, Bertrand, Sylvie, Jesse, Alexia, Mimi, Olivier, Nadine, et bien sûr Papa et ses étudiants. Papa, peux-tu me citer quelques noms de plantes, en latin, STP ? Sans vous, je n'aurais probablement pas supporté les soirées d'isolement dans les contrées basques et jurassiennes et j'aurais réellement fini par parler aux vaches et brebis du coin. Je vous dois tant...

J'adresse une pensée émue à tous les étudiants, doctorants et désormais amis, avec qui j'ai partagé une salle, un café, un repas. Commençons par le joyeux collectif chrono-éco – géosciences, je ne suis pas peu fière d'avoir lancé ce collectif avec mon complice compère Arnaud, alias Narnuf. Au début, nous n'étions que deux, puis au fur et à mesure des années, la troupe s'est agrandie et a été la source de nombreuses discussions le midi, poursuivies très régulièrement par des soirées animées. Merci à vous les « loulous », Aurélie, Cécile, Caro, Cyrilou, Guilhou, p'tite Dorothe, Emilien, François, Narnuf, Mel, Phano, Sabine, Seb et Soizic pour tous ses bons moments. Mention spéciale pour toi, p'tit Narnuf, et pour ces six années passées en ta compagnie, bien souvent à errer dans cette grande maison : La FAC. Nous voilà maintenant tous éparpillés, superbe occasion pour découvrir de nouveaux horizons ! Continuons avec le collectif suisse, Alexia, Chris, Daniel, Jesse, Silke et Per, toujours prêts à m'offrir le toit, à m'initier aux mœurs suisses et à me faciliter largement toutes les tâches administratives de la cotutelle. Reste le petit, mais costaud, noyau toulousain : Carole et Marie, mes deux complices et amies. Merci pour les moments passés en votre compagnie sur le terrain, autour d'une table de resto, ou tout simplement dans vos appartements respectifs lorsque j'effectuais des descentes sur Toulouse.

Je ne saurais oublier toute ma meute d'amis qui m'a encouragée, soutenue et réconfortée tout au long de cette thèse et particulièrement pendant les moments où je manquais de volonté et de repères. Mag, Mimi, Seb, vos incursions surprises dans le chalet suisse ont égayé mon travail de terrain et tous les autres moments partagés avec vous...ce fut, c'est et ça ne restera que du bonheur...don't be so sad I will be back ! Julie, Joëlle, Momo, Nath, nous voilà maintenant dispersées dans la France entière et même à l'étranger, mais nous avons toujours su organiser nos emplois du temps pour se voir régulièrement, il n'y a pas de raison pour que cela change !!

A ma famille, pour son irremplaçable et inconditionnel soutien, ils ont été présents pour écarter les doutes, soigner les blessures et partager les joies. A vous, Papa, Maman, Nadine, Jean-Claude, Aurélie, ma puce, Arnaud, Martial et Sylvain, parfois inquiets mais toujours encourageants et disponibles, vous m'avez permis d'aller jusqu'au bout de cette aventure. Cette thèse est un peu la vôtre aussi, l'accomplissement de mes longues années d'étude ponctuées de régulières absences, ce ne fût pas toujours facile de tout concilier...mais tout est bien qui finit bien ! Il va falloir réellement acheter un hélico pour faciliter les déplacements entre tous ses routards d'enfants ! A mes chats qui m'ont toujours accompagnée dans mes multiples déménagements et sur le terrain...parfois au péril de leur vie...

Le plus fort de mes remerciements est pour Phano. Merci de m'avoir tenu la main jusqu'aux dernières lignes de ce mémoire. En plus de me supporter dans des conditions « normales », ce qui n'est déjà pas une mince affaire je le conçois, il a du subir ma mauvaise humeur en fin de thèse. Et pourtant, quelle présence indispensable. Merci, mon amour, d'être là tous les jours. J'ai aussi une pensée pour ta famille, Véro, Vincent, Elise, Nico et Juju...ne vous inquiétez pas, je vais essayer de remplumer Phano...

SOMMAIRE

1	<i>Chapitre 1 : Introduction générale</i>	7
1.1	<i>Méthodologies appliquées à l'interprétation de la relation pollen/végétation – CONCEPTS</i>	13
1.1.1	Interprétation qualitative : approche des analogues actuels	14
1.1.2	Interprétation quantitative : modèle Extended R-Value (ERV)	15
1.1.2.1	Historique des différents modèles	15
1.1.2.2	Pondération de la distance plante/point de déposition	19
1.1.2.3	La Source pollinique adéquate (Relevant Source Area of Pollen : RSAP)	22
1.2	<i>Reconstitution qualitative et quantitative des pratiques agro-pastorales et des paysages</i>	24
1.2.1	Du pollen aux pratiques agro-pastorales	24
1.2.2	Du pollen aux paysages	26
2	<i>Chapitre 2 : Site et stratégie d'étude</i>	31
2.1	<i>L'approche des analogues actuels : Le Pays Basque</i>	31
2.1.1	Du pollen aux pratiques agro-pastorales dans le massif pyrénéen	31
2.1.1.1	Approche interdisciplinaire au Pays Basque	32
2.1.1.2	Vers la constitution d'un référentiel pollinique actuel autour du bassin de Sourzay	32
2.1.2	Sélection des sites dans le bassin de Sourzay	33
2.1.3	La méthode phytosynusiale intégrée	36
2.1.3.1	Concept	37
2.1.3.2	Acquisition des données de terrain	38
2.1.3.3	Traitement des données de végétation	41
2.1.4	Variables mesurées ou estimées	45
2.1.4.1	Variables édaphiques	45
2.1.4.2	Variables géologiques et géomorphologiques	46
2.1.4.3	Variables pastorales	46
2.1.4.4	Variables types de végétation	47
2.1.5	Données polliniques	47
2.1.5.1	Les mousses comme capteurs de la pluie pollinique actuelle	47

2.1.5.2	Les données polliniques fossiles : la tourbière de Sourzay	50
2.1.6	Analyse des données	51
2.1.6.1	Représentation des taxons polliniques – indices de représentation	52
2.1.6.2	Relation pluie pollinique actuelle/végétation/paramètres environnementaux	55
2.1.6.3	Transfert spectres actuels-fossiles	59
2.2	<i>L'approche quantitative, via le modèle Extended R-value : le Massif Jurassien</i>	61
2.2.1	Du pollen aux paysages pastoraux dans le massif jurassien	63
2.2.1.1	Les pâturages boisés du Parc Jurassien Vaudois, 300 ans d'existence	63
2.2.1.2	Vers une calibration de la relation pollen/végétation	64
2.2.2	Sélection des sites dans le Parc Jurassien Vaudois	65
2.2.2.1	Pourquoi une stratégie d'échantillonnage aléatoire ?	65
2.2.2.2	Identification des points de prélèvements.	66
2.2.3	Définition de l'échelle de collecte des données floristiques – simulation	68
2.2.4	La « walking in circles approach » (Broström <i>et al.</i>, 2004)	72
2.2.4.1	Acquisition des données floristiques pour l'échelle 0-10m	75
2.2.4.2	Acquisition des données floristiques pour l'échelle 10-100m	77
2.2.4.3	Acquisition des données floristiques pour l'échelle 100-1500m	78
2.2.4.4	Spatialisation de la donnée (SIG) – Digitalisation des données	78
2.2.5	Données polliniques	80
2.2.6	Analyse des données	80
2.2.6.1	Pondération de la végétation en fonction de la distance	80
2.2.6.2	Estimation de la RSAP par la méthode du maximum de vraisemblance	82
2.2.6.3	Estimation des PPE et de l'apport pollinique régional suivant les sous modèles ERV	83
3	<i>Chapitre 3 : Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the Western Pyrenees Mountains (France) – A numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes</i>	85
3.1	<i>Introduction</i>	87
3.2	<i>Methods</i>	88
3.2.1	Study area and sampling design	88
3.2.2	Field method	90
3.2.2.1	Vegetation data	90

3.2.2.2	Sampling of moss polsters	91
3.2.2.3	Environmental variables	92
3.2.3	Laboratory methods	92
3.2.4	Data analysis	93
3.2.4.1	Vegetation typology	93
3.2.4.2	Association and representation indices	93
3.2.4.3	Pollen/vegetation/environment relationships	94
3.3	Results	95
3.3.1	Phytocoenosis typology	95
3.3.2	Association and representation indices	98
3.3.3	Pollen/vegetation/environment relationships	99
3.4	Discussion	103
3.4.1	Herb and tree pollen representation	103
3.4.2	Correlative model of pollen/vegetation/environment relationships	105
3.4.2.1	Advantage of a synusial approach for studying vegetation	105
3.4.2.2	Pollen indicators of pastoral activities	106
3.5	Conclusion	106
4	<i>Chapitre 4: Multidisciplinary approach to reconstruct local pastoral activities using modern analogues. An example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque).</i>	109
4.1	Introduction	111
4.2	Methods	113
4.2.1	Modern data sets	113
4.2.1.1	Vegetation types and main description	113
4.2.1.2	Pollen data and environmental variables	115
4.2.2	Fossil data set – pollen and non-pollen palynomorphs	116
4.2.3	Numerical analysis	117
4.3	Results and Interpretation	119
4.3.1	Modern pollen/vegetation/pastoral activities	119

4.3.2	Applications: pastoral reconstruction on one target peatbog – using different proxy data	123
4.3.2.1	Environmental and land-use history inferred from pollen and non-pollen palynomorphs analysis	123
4.3.2.2	RDA reconstruction and Best modern analogs	126
4.4	Discussion / Synthesis	130
4.4.1	Modern pollen/vegetation/environment: a tool for interpreting local scale pollen diagrams in terms of pastoral activities.	131
4.4.1.1	Local Pastoral Pollen Indicators (LPPI) versus Regional Human Activities Pollen Indicators (RHAPI)	131
4.4.1.2	The use of modern pollen/vegetation relationships in interpreting local and regional human activities	133
4.4.2	Coprophilous fungi and Local Pastoral Pollen Indicators	133
4.4.3	Pastoral history of the surroundings of Sourzay's peatbog: a hypothetical scenario	134
4.5	Conclusion	138
5	Chapitre 5: Pollen productivity estimates and Relevant source area for major taxa in a pasture woodland (Jura mountains, Switzerland)	141
5.1	Introduction	143
5.2	Theory	144
5.3	Material and methods	145
5.3.1	Study area	145
5.3.2	Sampling strategy	146
5.3.3	Pollen data	148
5.3.4	Vegetation data	148
5.3.5	Analytical methods	152
5.3.5.1	Selection of taxa included in the analysis	152
5.3.5.2	Input files	153
5.3.5.3	Distance weighting vegetation data	154
5.3.5.4	Pollen Productivity estimates and likelihood function score	155
5.4	Results	156

5.4.1	Relevant source area of pollen	156
5.4.2	Pollen/vegetation relationship	158
5.4.2.1	Original data set – pollen proportion versus vegetation proportion	158
5.4.2.2	ERV submodel 3 - relative pollen loading versus absolute vegetation abundance	158
5.4.2.3	ERV submodel 1 - pollen proportion versus adjusted vegetation proportion	158
5.4.3	Pollen productivity estimates	162
5.5	Discussion	163
5.5.1	Distance weighting method	163
5.5.2	ERV submodels	164
5.5.3	Comparison with pollen productivity estimates in Europe.	165
5.6	Conclusion	169
6	Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives	171
6.1	<i>Marqueurs polliniques locaux du pastoralisme, implications pour la reconstitutions des activités pastorales</i>	171
6.2	<i>Comparaison approche qualitative / approche quantitative</i>	174
6.3	<i>Influence de la pondération des données de végétation sur l'estimation de la source pollinique adéquate et des productions polliniques</i>	175
6.4	<i>La source pollinique adéquate (RSAP) pour les pâturages boisés des montagnes jurassiennes</i>	177
6.4.1	Comparaison avec d'autres études	177
6.4.2	Influence de la structure de la végétation	179
6.4.3	Autres facteurs influençant la RSAP	180
6.5	<i>Productions polliniques des taxons clés des pâturages boisés jurassiens.</i>	181
6.5.1	Comparaison des PPE obtenus dans d'autres pays européens.	183
6.5.1.1	Taxon de référence	185
6.5.1.2	Détail et précision des données de végétation	185
6.5.1.3	Vitesse et direction du vent	186
6.5.2	Effet du paramètre taille du bassin sur l'estimation des PPE	188

6.6	<i>Perspectives</i>	191
6.6.1	Algorithme de reconstruction des paysages (LRA)	192
6.6.2	Approche multi-scénario (MSA)	194
7	<i>Conclusion</i>	197
8	<i>Références bibliographiques</i>	201
9	<i>Annexes</i>	215
9.1	<i>Annexe I : Diagramme pollinique simplifié des 71 échantillons de surface (mousses) du massif d'Iraty (Pays-Basque – France)</i>	215
9.2	<i>Annexe II : Diagramme pollinique simplifié des 20 échantillons de surface (mousses) du Massif jurassien (Parc Jurassien Vaudois, Suisse)</i>	217
9.3	<i>Annexe III : Carte de végétation utilisée pour extraire les données de végétation pour une distance de 100-1500m des points de prélèvements polliniques</i>	219
9.4	<i>Annexe IV : Liste des figures et des photographies</i>	221
9.5	<i>Annexe V : Liste des tableaux</i>	226

Chapitre 1 : Introduction générale

Longtemps centrées sur les dynamiques tardi et post-glaciaire de la végétation, les recherches palynologiques françaises se sont orientées depuis les années quatre-vingt vers l'approche spécifique de l'anthropisation des écosystèmes. Dès lors, l'étude des grains de pollen et des spores, contenus dans des milieux sédimentaires, s'est axée sur l'analyse et la compréhension des principales étapes chronologiques de l'évolution de la végétation et des dynamiques de l'anthropisation des milieux naturels sur la longue durée (Richard, 1983, Galop, 1998, Gauthier, 2004, Miras, 2004). Cette démarche repose dans de nombreux cas sur une confrontation interdisciplinaire à la croisée des chemins entre les sciences de la nature et les sciences sociales.

En ce qui concerne la palynologie, l'approche de l'anthropisation se fonde sur l'interprétation d'indices paléobotaniques, directement ou indirectement liés à l'action de l'homme ou de ses pratiques, qui sont regroupés sous la dénomination "d'indices polliniques d'anthropisation". Ces indices révèlent à la fois les déforestations, mais également des activités humaines par la présence pollinique d'espèces végétales directement inféodées à certaines pratiques telle que l'agriculture ou le pastoralisme. Pour l'essentiel, il s'agit des grains de pollen des plantes cultivées (céréales, etc.), mais également ceux des espèces liées à la présence d'activités agro-pastorales : par exemple, les plantes du cortège anthropozoïque, ou encore les mauvaises herbes des cultures (espèces nitrophiles, rudérales ou introduites). De nombreuses classifications de ces "marqueurs de l'anthropisation" ont été réalisées, principalement en Europe du Nord (Behre, 1981, 1986) et servent de guide aux interprétations palynologiques des processus d'anthropisation, y compris pour les régions plus méridionales (Jalut, 1991, Galop, 1998).

Si l'utilisation des ces taxons guides a largement, voire systématiquement, été usitée pour appréhender l'impact de l'homme sur son environnement en Europe, leur application dans les régions montagneuses et méridionales impose la prudence. Comme le souligne H. Richard « *de nombreux spécialistes s'interrogent sur la signification des marqueurs sur lesquels ils travaillent, à partir desquels ils élaborent leurs raisonnements et leurs concepts. Il peut paraître pour le moins curieux que des scientifiques s'interrogent après plusieurs années de pratique sur leur objet d'étude, sur le fondement de leur discipline. Il faut pourtant admettre que souvent (il serait toutefois exagéré de généraliser ce phénomène à toutes les approches), souvent donc, après l'euphorie des premières découvertes, le besoin s'est fait ressentir de retourner à la signification réelle de l'objet d'étude. Ne sommes-nous pas allés trop loin ? Ou, au contraire, n'avons-nous pas vu ou compris toutes les informations contenues dans les signaux que nous utilisons ? Le retour à ces marqueurs doit nous permettre de donner une dimension quantitative, à la fois plus juste et plus large, à nos reconstitutions et à nos modèles prédictifs.* » (Richard, 2002)

Ainsi, la reconstitution de la flore et des paysages anciens, mais également la reconstitution des pratiques, à partir des spectres polliniques fossiles, dépend de notre connaissance des écosystèmes actuels. Ces reconstitutions requièrent une meilleure compréhension des communautés végétales actuelles et de leur image pollinique. Comment la pluie pollinique actuelle restitue-t-elle la composition et la structure de ces communautés végétales anthropiques ou « naturelles » ? Quels sont les marqueurs polliniques qui indiquent la présence de l'homme et de ses pratiques agro-pastorales ? Quelle est la représentativité spatiale de ces marqueurs ? Comment s'organisent spatialement les différentes unités de végétation autour des points d'enregistrements polliniques ? Pour quelles échelles spatiales s'effectue la reconstitution ? Quels sont les paramètres à prendre en compte pour reconstituer quantitativement les paysages anciens ? Toutes ces questions nécessitent de calibrer le signal pollinique des communautés végétales actuelles. Ainsi, comme le mentionne D. Galop, « *l'acquisition de référentiels actuels devient impérieuse [...], l'ouverture en direction d'autres disciplines paléoécologique, mais surtout la collaboration avec des écologues et enfin un retour sur la réalité du terrain paraissent incontournables* » (Galop *et al.*, 2003).

Pour répondre à ces questions, deux approches ont été initiées en Europe du Nord et en Amérique : celle des « pratiques » qui vise à décrire les pratiques agropastorales passées autour du point de prélèvement pollinique et celle du « paysage » qui permet d'accéder à la composition et l'abondance des plantes pour une surface donnée autour de ce même point. Toutes deux reposent sur une meilleure calibration de la pluie pollinique actuelle en terme de végétation à différentes échelles spatiales, soit d'établir une relation entre les pourcentages polliniques d'un taxon et les pourcentages des plantes correspondantes dans la végétation avoisinante. Ces approches, certes complémentaires, abordent cette relation différemment. La première fait appel à l'approche des analogues actuels (Overpeck *et al.*, 1985) qui couple l'approche comparative (Wright, 1967), en comparant les spectres polliniques fossiles avec des spectres polliniques actuels pour lesquels la végétation source et d'autres caractéristiques environnementales sont connues et l'approche des taxons indicateurs (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, Gaillard *et al.*, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1999a, Räsänen, 2001) en caractérisant le signal pollinique de différentes pratiques agro-pastorales (fauchage, pâturage, culture...) pour identifier les marqueurs polliniques inféodés à ces pratiques et les utiliser pour reconstruire les activités humaines. La seconde approche, celle des « paysages », permet d'accéder à la composition floristique et l'abondance des plantes (en pourcentage) des communautés végétales constituant les paysages actuels et passés. Cette méthode utilise le modèle Extended R-value (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994) et s'appuie sur des modèles de dispersion et de déposition pollinique (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1993, 1994). Elle vise à identifier les différents facteurs (production pollinique, vitesse de chute des grains de pollen...) qui peuvent affecter la représentation pollinique d'un paysage donné et à estimer les paramètres nécessaires pour envisager une reconstitution quantitative de ce paysage.

Si ces approches ont été appliquées et validées principalement en Europe du Nord et en Amérique, aucune étude de ce genre n'avait été encore développée en France. Quelle est la validité géographique des résultats de ces études ? Est-ce que les méthodes sont transposables dans d'autres secteurs, et spécialement dans les zones de moyennes montagnes ?

Cette thèse, en co-tutelle entre les universités de Franche-Comté (France) et de Neuchâtel (Suisse), a bénéficié du soutien de programmes de recherches pluridisciplinaires et internationaux. Ces programmes ont permis de tester ces deux approches dans des secteurs de moyenne montagne (Pays Basque, Jura franco-suisse) propices au développement de ces approches.

En milieu montagnard, l'élevage est prépondérant et représente le mode d'exploitation principal. Sauf cas extrême où les pratiques agricoles peuvent potentiellement remonter jusqu'à des altitudes voisines de 1900 m (cas des Pyrénées orientales, (Braun-Blanquet, 1948, Bal, 2006), les paysages actuels ont été principalement modelés par les activités pastorales passées, avec une logique paysanne qui est celle de la gestion et de l'exploitation saisonnière de la ressource herbagère (fauchage et stockage des foins, pâture et estivage transhumant ou non). Toutefois, considéré sur la longue durée, l'impact des sociétés pastorales sur leur environnement n'est pas régulier, ni linéaire. Celui-ci est entrecoupé de moments d'arrêts, d'accélération, voire de véritables récessions. Aussi, le pastoralisme n'est pas une activité atone et les données archéologiques en font désormais la démonstration (Rendu, 2003).

A l'heure actuelle, des études scandinaves se sont intéressées à des paysages polyfonctionnels, leur travail consistait à décrire le signal pollinique d'espaces agro-pastoraux complexe (Gaillard *et al.*, 1992, Hicks, 1992, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1998, 1999a, Räsänen, 2001). Ces espaces sont généralement caractéristiques des zones de basse altitude où s'imbriquent à des degrés de complexité variable espaces pastoraux et agricole. Ces travaux ont livré des résultats prometteurs, mais l'application de ces résultats pour des zones de montagnes reste encore à démontrer.

Ce travail de thèse s'est attaché à décrire des espaces homogènes où l'exploitation actuelle et passée repose sur une activité principale et sur un type de paysage : l'élevage et les espaces pastoraux. Ainsi notre travail se propose d'adapter de nouvelles méthodes phytosociologiques et numériques à une problématique paléoenvironnementale ciblée sur le pastoralisme. Il s'inscrit dans deux axes de recherches du laboratoire de Chrono-Ecologie, l'un dirigé par A. Buttler et l'autre par D. Galop.

Ainsi, sous l'impulsion des programmes de recherche : « *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne Basque* » (direction D. Galop 1999-2004) et « *Paléoenvironnement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel* » (direction D. Galop et C. Rendu 2001-2004), des travaux se sont engagés sur le Pays Basque visant à développer et à tester, tant au niveau paléoécologique qu'archéologique, de nouvelles méthodes destinées à accroître les possibilités de corrélations interdisciplinaires (Galop *et al.*, 2004). Ces projets sont centrés sur l'étude

dans la longue durée des dynamiques d'anthropisation, plus particulièrement pastorale, en montagne pyrénéenne. Dans ce contexte, notre démarche s'est appuyée sur l'approche des analogues actuels (Overpeck *et al.*, 1985) et a nécessité, entre autre, la mise en place d'un référentiel pollinique actuel dans des espaces exploités de manière traditionnelle pour calibrer le signal pollinique des pratiques pastorales et appliquer ces résultats aux données polliniques fossiles.

Parallèlement, sur un autre terrain qui est celui des pâturages boisés jurassiens, cette thèse a développé l'approche quantitative dans le cadre du module « *Pattern and long-term changes in pasture-woodlands: Complex interactions in a traditional type of agro-forestry* » (direction C. Scheidegger 2001-2005) intégré dans le programme suisse NCCR Plant Survival (direction M. Rahier 2001-2009). Ce programme s'est attaché à décrire les effets sur le long terme des activités sylvo-pastorales sur la résilience écologique, la diversité fonctionnelle, la durabilité et la valeur de l'écosystème pâturage boisé jurassien. Un volet de ce programme cherchait à estimer l'impact des changements des paysages sur la diversité et le fonctionnement des systèmes écologiques. Pour se faire, une approche quantitative des paysages anciens et de leur dynamique était requise et nécessitait de décrire la relation pollen/végétation/paysage via l'utilisation des modèles développés par le réseau NordForsk - POLLANDCAL : « *POLLen LANDcaspe CALibration* » soutenu par le fond de recherche nordique NordForsk (direction M.-J. Gaillard 2001-2005). Notre thèse est également intégrée dans ce programme, elle a bénéficié du soutien et des connaissances des personnes impliquées dans ce programme

Cette thèse apporte ainsi sa contribution dans la reconstitution des pratiques et des paysages pastoraux sur deux secteurs d'études. Elle s'est attachée à définir, tester et valider de nouvelles méthodes alliant néoécologie et paléoécologie pour améliorer l'interprétation des données polliniques fossiles.

Les objectifs de cette thèse sont les suivants pour l'approche comparative développée au Pays Basque (A) et l'approche quantitative développée dans le massif jurassien (B) :

AB1 : Constituer un référentiel d'analogues actuels dans des espaces pastoraux exploités traditionnellement afin d'analyser la relation pollen/végétation

A1 : Calibration de la pluie pollinique actuelle en terme de végétation et de pratiques pastorales. Cette calibration a nécessité la mise en place d'une méthode d'analyse de la végétation spécifique : la phytosociologie intégrée (chapitre 3).

A2 : Confronter les données polliniques, floristiques et environnementales, via des analyses multivariées, pour discriminer les indices polliniques locaux du pastoralisme et ceux témoignant d'une activité humaine régionale (chapitre 3 et 4)

A3 : Appliquer ces résultats aux données polliniques fossiles d'une petite tourbière pour reconstituer l'histoire des activités pastorales et de leur dynamique pour une échelle locale (chapitre 4)

A4 : Confronter les résultats obtenus avec d'autres proxy et d'autres disciplines (microfossiles non polliniques, archéologie pastorale et histoire) (chapitre 4)

B1 : Identifier et définir l'échelle spatiale du paysage jurassien enregistrée dans la pluie pollinique actuelle contenue dans des mousses (chapitre 5)

B2 : Estimer la production pollinique des principaux taxons caractéristiques du paysage pâturage boisé jurassien. Cette étape repose sur l'acquisition de données floristiques appropriées pour pondérer la distance plante émettrice/point de déposition pollinique (mousses) (chapitre 5)

AB 2 : Montrer les apports et les limites, identifiées à l'heure actuelle, des deux méthodes pour reconstituer les paysages et les activités humaines (chapitre 6)

Organisation du manuscrit :

Nous avons choisi une thèse en format article pour permettre à chacun des programmes internationaux d'avoir accès aux résultats principaux de cette thèse. Pour permettre la compréhension des articles (chapitre 3, 4 et 5), les chapitres 1 et 2 s'attacheront à décrire les concepts des deux approches proposées dans cette thèse (chapitre 1) et à définir le contexte et la stratégie d'étude pour les deux secteurs d'étude (chapitre 2). Chacun des articles a été conçu pour être lu indépendamment des autres, le premier (chapitre 3) est publié et les deux autres vont être soumis. Ce format de présentation présente l'inconvénient de répéter les points méthodologiques, inconvénient que le lecteur comprendra.

1.1 Méthodologies appliquées à l'interprétation de la relation pollen/végétation – CONCEPTS

La perception de l'impact de l'homme sur son environnement peut s'effectuer en discriminant les taxons non arboréens en deux catégories. La première fait référence aux anthropochores correspondant aux plantes introduites par l'homme. La deuxième regroupe, sous le terme d'apophytes, les plantes dont le développement a été favorisé par l'homme et ses activités (Berglund, 1969). Par la suite, la définition de ces groupes a pu être affinée par rapport à leur exigence écologique. Behre (1981, 1986, 1988) a identifié les indicateurs polliniques d'anthropisation (IPA) en classifiant les espèces selon leur appartenance à un ou plusieurs types d'utilisation du sol comme les champs de céréales, les pâturages humides ou secs, les prairies de fauche, les friches, les communautés rudérales... L'utilisation de ces indicateurs pour appréhender l'impact de l'homme a été largement usitée et adaptée pour d'autres régions européennes (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Vorren, 1986, Hicks, 1988, Berglund, 1991, Galop, 1998, Gauthier, 2004). Cependant cette approche se heurte à de nombreuses limites. La tolérance d'une espèce vis-à-vis d'un facteur environnemental peut avoir changée au cours du temps. Des espèces présentant des exigences écologiques différentes peuvent être regroupées sous la même détermination palynologique, spécialement pour les taxons dont la détermination se limite à la famille ou au genre (comme Poaceae, Cyperaceae...). De plus, la valeur indicative d'une plante reste parfois difficile à affirmer et certaines espèces identifiées comme indicatrices peuvent présenter un large spectre écologique. Elles peuvent ainsi évoluer à la fois dans des milieux « naturels » et dans des milieux anthropisés (Vorren, 1986, Faegri & Iversen, 1989).

En outre, le pourcentage des grains de pollen non arboréens (NAP) a également été communément utilisé pour accéder au degré d'ouverture d'un paysage et tenter une approche semi-quantitative pour reconstituer les paysages (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Berglund, 1991). Or, la conversion du pourcentage des NAP en proportion de surface ouverte s'avère complexe. La relation pourcentage NAP/ouverture du paysage n'est pas linéaire et Sugita *et al.* (1999) ont démontré par la simulation de paysages simplifiés qu'un degré différent d'ouverture du paysage pouvait se traduire par le même pourcentage des NAP. Plusieurs facteurs peuvent influencer la relation NAP/ouverture du paysage comme la composition des patchs de végétation, leur distribution dans le paysage, la production pollinique et la dispersion des espèces, mais également l'apport pollinique lointain... Par conséquent l'utilisation traditionnelle du pourcentage des NAP pour accéder à l'ouverture du paysage autour des points de prélèvement est à remettre en cause (Broström *et al.*, 1998, Sugita *et al.*, 1999).

Pour s'affranchir des problèmes exposés ci-dessus et interpréter les données polliniques fossiles de façon plus pertinente, deux approches peuvent être utilisées, l'approche comparative (Wright, 1967) et l'approche, en cours de développement, du modèle Extended R-value (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). Seules les études portant sur des données actuelles ou semi-actuelles sont en mesure d'apporter des éléments de réponse aux palynologues. Les deux approches proposées impliquent de comprendre, de décrire et de valider la relation pollen/végétation à partir de données actuelles, avant de les appliquer aux données polliniques fossiles. Par conséquent, ces approches nécessitent de collecter des analogues actuels dans des régions où les pratiques agro-pastorales traditionnelles maintiennent un paysage et une flore tels qu'ils ont pu exister auparavant.

1.1.1 Interprétation qualitative : approche des analogues actuels

Une approche alternative à celle des indicateurs polliniques d'anthropisation (IPA) est celle de l'approche des analogues actuels (Overpeck *et al.*, 1985) qui constitue l'une des approches utilisée dans cette thèse (chapitre 3 et 4).

Récemment, pour compléter et affiner la reconstitution des pratiques agraires à partir des spectres polliniques fossiles, l'approche des analogues actuels (Overpeck *et al.*, 1985) a été appliquée en Europe du Nord (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1999a, Räsänen, 2001). Ces recherches allient paléoécologie et néoécologie pour caractériser et calibrer le signal pollinique de certaines pratiques (pâturages, prairies de fauche...) dans des espaces traditionnels (analogues actuels). Sur ces espaces, la relation végétation actuelle/pluie pollinique actuelle/type d'utilisation du territoire est explorée par des analyses multivariées. Elle conduit à l'identification des marqueurs polliniques liés à certaines activités humaines. Contrairement à l'approche traditionnelle des indicateurs polliniques d'anthropisation (Behre, 1981), il s'agit de mettre en évidence plusieurs taxons dont la présence simultanée dans un spectre fossile traduit une occupation humaine locale. Le changement de tolérance écologique d'une espèce et/ou la présence d'un taxon incluant plusieurs espèces n'affecteront pas les résultats de la même façon que l'approche des indicateurs polliniques d'anthropisation. Ainsi, il est important, dans la limite du possible, de couvrir un large panel de communautés végétales pour calibrer leurs signatures polliniques. Cependant, il s'avère parfois difficile de trouver des types de végétation semblables à celles qui existaient aux périodes où l'homme avait peu d'influence sur son environnement, comme par exemple pour les débuts de la néolithisation. Ce qui impose de restreindre l'application de cette méthode à certaines périodes en fonction du jeu de données disponible.

Plusieurs analyses permettent de comparer les spectres polliniques actuels et fossiles. Les méthodes d'ordination explorent les effets d'un ensemble de variables mesurées sur la structure des

données polliniques. Les analyses directes offrent la possibilité d'isoler et de tester les principales variables environnementales et anthropiques qui influencent les spectres polliniques actuels (Ter Braak & Prentice, 1988). Le modèle corrélatif, ainsi construit, permet une confrontation, visuelle et mathématique, entre les spectres polliniques actuels et fossiles en comparant l'ensemble des spectres actuels avec chaque échantillon fossile. Sur la base de mesure de similarité ou dissimilarité, les spectres actuels et fossiles sont comparés (Overpeck *et al.*, 1985) (§ 2.1.6.3.2).

Cependant, l'interprétation des données polliniques reste encore qualitative du fait de la complexité de la relation pollen/végétation inhérente à différents facteurs décrits dans le paragraphe suivant.

1.1.2 Interprétation quantitative : modèle Extended R-Value (ERV)

Le modèle Extended R-value (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994) intègre les différents facteurs influençant la représentation pollinique d'un paysage donné. Il constitue la deuxième approche appliquée dans cette thèse (chapitre 5).

Un bref historique des différents modèles qui se sont succédés depuis les années 60 permettra de mieux cerner l'évolution des concepts et des méthodes pour les modèles de calibration de la pluie pollinique en terme de végétation. Cet historique s'appuie sur une synthèse de différents travaux (Prentice & Parsons, 1983, Jackson, 1994, Sugita, 1998, Broström, 2002, Nielsen, 2003).

1.1.2.1 Historique des différents modèles

Von Post (1916) émit l'idée des facteurs de correction pour la relation pollen/végétation dès les débuts de la palynologie. Cependant c'est Davis (1963) qui fut la première à utiliser le terme R-value pour estimer le ratio pourcentage pollinique/pourcentage de végétation.

1.1.2.1.1 Modèle R-value (Davis, 1963)

Ce modèle intègre la production pollinique de la plante source et la distance entre le point de déposition et la plante comme les deux principaux facteurs influençant la représentation d'un taxon dans un spectre pollinique. Davis (1963) a proposé un coefficient de correction (r_i) permettant la conversion des pourcentages de grains de pollen en valeur d'abondance d'un taxon au sein de la végétation "source" et pour une aire donnée (A_n). Le modèle s'exprime suivant l'équation suivante :

$$\text{Equation 1} \quad p_{ik} = r_i \times v_{ik}$$

p_{ik} représente l'abondance du taxon i (%) dans le spectre pollinique du site k et v_{ik} exprime l'abondance du taxon i (%) dans la végétation de l'aire spécifique A_n .

Plusieurs études ont appliqué ce facteur de correction (Davis, 1963, Janssen, 1967, Livingstone, 1968) pour corriger l'abondance des taxons, cependant, les utilisateurs de ce modèle rencontrent deux problèmes majeurs. Le premier provient du facteur de correction (r_i) qui varie fortement d'un site à l'autre en fonction des différentes espèces impliquées dans les calculs. De plus les grains de pollen des plantes en dehors de l'aire A_n contribuent également à l'assemblage pollinique du point de déposition, or cet apport pollinique lointain n'est pas intégré dans le modèle bien qu'il puisse varier d'une région à une autre (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983).

1.1.2.1.2 Modèle d'Andersen (1970)

Andersen (1970) a développé un modèle linéaire de la relation pollen/végétation incluant l'apport pollinique lointain. Le modèle a été appliqué à des données polliniques d'échantillons de surface (mousses) et à des données de végétation pour des sites forestiers. Les données polliniques ont été exprimées en unités absolues, (comme les concentrations polliniques absolues (grains de pollen/cm³) ou l'influx pollinique (grains/cm²/an)) et les données de végétation en données absolues. L'utilisation de ce nouveau modèle a permis de définir des facteurs de correction (r_i) pour les principaux arbres inventoriés au sud de la Scandinavie suivant l'équation suivante

$$\text{Equation 2} \quad p_{ik} = r_i \times v_{ik} + P_{Oi}$$

Comme pour l'équation 1, p_{ik} représente l'abondance du taxon i dans le spectre pollinique du site k et v_{ik} exprime l'abondance du taxon i dans la végétation de l'aire spécifique A_n .

La Fig.1. 1 permet de visualiser les différentes composantes de la relation linéaire, r_i est en fait le coefficient de la pente de la relation pollen/végétation pour le taxon considéré et l'ordonnée à l'origine (P_{Oi}) est une estimation de l'apport pollinique lointain pour ce même taxon.

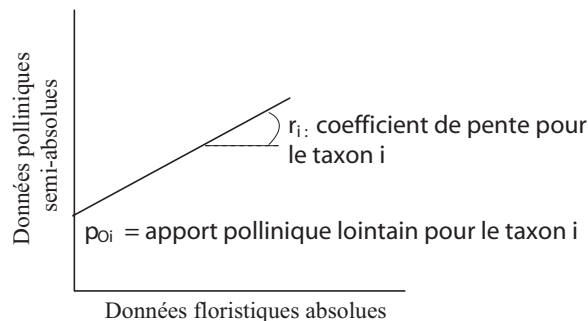


Fig.1. 1 Relation linéaire pollen/végétation pour le taxon i d'après le modèle d'Andersen (1970). Les données polliniques sont exprimées en valeur absolue (grains de pollen/cm³...) et les données floristiques en valeur absolue (biomasse...). La pente de la droite représente la production pollinique du taxon considéré, et l'ordonnée à l'origine l'apport pollinique lointain de ce taxon.

1.1.2.1.3 Modèle Extended R-Value (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994)

Davis *et al.* (1973) ont démontré que l'influx pollinique (« *pollen accumulation rates* ») variait d'un lac sondé à un autre ou à l'intérieur d'un même lac en fonction de la sédimentation et des mécanismes sédimentaires qui la contrôlent. Jacobson et Bradshaw (1981) ont montré que l'influx pollinique variait fortement dans des réservoirs tourbeux.

Le modèle Extended R-Value s'affranchit du problème d'influx pollinique et des variations citées ci-dessus en modifiant l'équation 2 et autorise l'utilisation des données polliniques en pourcentage. Ce modèle a été développé pour évaluer la production pollinique (ici nommée α_i) et l'apport pollinique lointain (z_i ou ω_i suivant le sous modèle utilisé), en se basant sur les pourcentages des données floristiques et polliniques. Les données polliniques exprimées en pourcentage constituent la principale source d'information pour reconstruire les paysages et les activités agro-pastorales dans le long terme (Prentice & Webb III, 1986) et sont généralement plus facile à acquérir. Cependant, l'utilisation des données en pourcentage, à l'encontre des données absolues, introduit l'effet « fagerlind » en modifiant la relation pollen/végétation (Fagerlind, 1952, Prentice & Webb III, 1986). Si dans l'équation, plusieurs taxons sont pris en considération, le pourcentage pollinique d'un taxon i ne dépend pas uniquement de l'abondance de ce taxon, car il est exprimé en fonction de l'abondance des autres taxons. Ainsi, l'augmentation du pourcentage pollinique du taxon i ne reflète pas forcément une augmentation de sa proportion dans la végétation.

Le modèle Extended R-value, composé de trois sous modèles (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994), va permettre de corriger l'effet Fagerlind et d'établir la relation linéaire entre les données polliniques et floristiques. L'équation de base des trois sous modèles repose sur le travail de Parsons et Prentice (1981) et se décline en deux composantes majeures. Une composante variable (α_i, v_{ik}) représentant l'apport pollinique provenant de la végétation comprise dans un certain rayon autour du point de déposition. La seconde composante, considérée comme constante, décrit l'apport pollinique lointain (z_i), provenant de la végétation au-delà du même rayon.

L'équation simplifiée pour exprimer la relation pollen/plante pour les sous modèles ERV 1 et 2 (Prentice & Parsons, 1983) sont respectivement les suivantes :

$$\text{Equation 3 (sous modèle ERV 1)} \quad p_{ik} = \alpha_i v_{ik} f_k + z_i$$

$$\text{Equation 4 (sous modèle ERV 2)} \quad p_{ik} f_k = \alpha_i v_{ik} + z_i$$

p_{ik} représente le pourcentage du taxon i dans le spectre pollinique du site k , v_{ik} le pourcentage du taxon-plante i dans la végétation pondérée du site k et z_i l'apport pollinique lointain. Pour corriger

l'effet Fagerlind, le facteur site f_k a été introduit et varie selon les valeurs des paramètres pour tous les taxons impliqués sur le site k (Fagerlind, 1952, Prentice & Webb III, 1986). La production pollinique est estimée par rapport à un taxon de référence (fixé comme unité de référence, avec $\alpha = 1$) et la production pollinique (α_i) des autres taxons inclus dans les analyses est ainsi exprimée par rapport au taxon de référence.

Les deux sous modèles ERV 1 et 2, développés par Prentice et Parsons (1983), nécessitent des données polliniques et floristiques exprimées en pourcentages. Pour le sous modèle ERV 1, l'apport pollinique lointain est considéré comme un terme constant exprimé en pourcentage de l'apport pollinique total. Pour le sous modèle ERV 2, l'apport pollinique lointain est considéré comme un terme constant et exprimé relativement par rapport à l'abondance totale des plantes.

Si des données de végétation sont disponibles en valeur absolue (biomasse, $m^2/m^2...$), le troisième sous modèle ERV 3, proposé par Sugita (1994) peut être appliqué suivant l'équation 5. L'apport pollinique est considéré comme constant entre les sites d'une même région.

Equation 5 (sous modèle ERV 3)

$$p_{ik} Y_k = \alpha_i \psi_{ik} + \omega_i$$

p_{ik} représente le pourcentage du taxon i dans le spectre pollinique du site k , α_i la production pollinique du taxon i exprimée relativement au taxon de référence. Y_k exprime l'enregistrement pollinique relatif de tous les taxons inventoriés au site k , ce qui correspond au facteur site f_k de Prentice et Parsons (1983) dans les équations 3 et 4. ψ_{ik} est une expression de la végétation absolue comprise dans un certain rayon et pondérée en fonction de sa distance avec le point de prélèvement k . La pondération de la distance plante/pollen permet de prendre en compte la contribution d'une plante à l'assemblage pollinique en fonction de sa distance avec le point de prélèvement (paragraphe 1.1.2.2). ω_i constitue l'apport pollinique lointain pour le taxon i dont les plantes sources se situent au-delà d'un certain rayon et il peut être calculé directement par cette équation.

Il est possible de visualiser graphiquement la relation pollen versus végétation pour chaque sous modèle (relation basée sur les équations 3, 4 et 5) et l'ajustement linéaire de cette relation. Le sous modèle ERV 1 graphera p_{ik} (« *pollen proportion* ») versus $v_{ik} f_k$ (« *adjusted vegetation proportion* »), le sous modèle ERV 2 graphera $p_{ik} f_k$ (« *adjusted pollen proportion* ») versus v_{ik} (« *vegetation proportion* ») et le sous modèle ERV 3 graphera $p_{ik} Y_k$ (« *relative pollen loading* ») versus ψ_{ik} (« *absolute vegetation* »).

Aucune raison concrète n'impose l'utilisation d'un sous modèle ou d'un autre. La robustesse des sous modèles sera validée si les résultats sont équivalents. Néanmoins, il est préférable d'utiliser les sous modèles ERV 1 et 2 lorsque des données en pourcentage (pollen et végétation) sont

disponibles. A l'inverse, les données de végétation exprimées en valeur absolues permettent de calculer directement l'apport pollinique lointain en utilisant le sous modèle ERV 3 (Sugita, 1994). La proportion du taxon i provenant d'une aire géographique « extra source » peut être exprimée en pourcentage de l'enregistrement pollinique totale (Sugita, 1994, Calcote, 1995). Pour les trois sous modèles ERV, l'hypothèse de travail concernant l'apport pollinique lointain est robuste tant que l'apport des grains de pollen de longue distance est faible par rapport à la charge pollinique totale, ω_i ou $z_i \ll p_{ik}$ (Jackson & Kearsey, 1998). Si l'apport pollinique est faible, les sous modèles 1 et 2 sont supposés fournir des résultats semblables (Prentice & Webb III, 1986). L'utilisation du sous modèle ERV 1 semblerait moins performante si la production pollinique entre les taxons est très différente et si la composition de la végétation varie fortement entre les sites (Prentice & Parsons, 1983). De même, le sous modèle ERV 2 serait moins performant si il existe de grandes différences dans l'abondance totale des plantes entre les sites d'étude (Prentice & Parsons, 1983).

Les trois sous modèles ERV permettent de calculer la production pollinique et l'apport pollinique lointain pour les taxons caractéristiques d'un paysage donné en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance ou « *maximum likelihood function* » (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994) développée dans le paragraphe 2.2.6.2.

1.1.2.2 *Pondération de la distance plante/point de déposition*

Lors des études pollen/végétation, il est important de savoir comment une essence ligneuse ou herbacée à une distance donnée, est enregistrée dans les spectres polliniques. Par exemple, un arbre situé à 10 mètres du point de prélèvement apporte plus de grains de pollen au spectre pollinique que la même essence située à 1 kilomètre. Dans le même temps, quand la distance à un bassin sédimentaire augmente, le nombre de taxons qui contribuent à l'apport pollinique augmente aussi. Par conséquent, la pluie pollinique des milieux de déposition, enregistre la végétation comme la sommation de l'abondance des plantes situées à différentes distance (Janssen, 1967, Prentice, 1988). Ainsi, on exprime la végétation par une distance pondérée (« *distance-weighted plant abundance* ») par rapport au point de déposition pollinique. Cette pondération de la distance constitue un défi pour les palynologues (Webb III *et al.*, 1981, Prentice, 1985, Sugita, 1994, Calcote, 1995, Jackson & Kearsey, 1998) et permet d'ajuster les données de végétation pour qu'elles reflètent « the pollen sample's view » du paysage considéré (Webb III *et al.*, 1981).

Plusieurs façons de pondérer la distance sont possible si et seulement si les relevés floristiques ont été effectués de telle sorte que les données de végétation sont disponibles pour différentes distances du point de prélèvement pollinique. La façon la plus simple de pondérer la végétation est de diviser l'abondance d'une plante par sa distance avec le point de prélèvement soit par $1/d$ (Webb III *et al.*, 1981) ou $1/d^2$ (Calcote, 1995, Jackson & Kearsey, 1998). Cette façon de pondérer la distance ne

prend pas en compte les propriétés aérodynamiques des grains de pollen. Ainsi, une méthode plus complexe (« *taxon specific distance weighting* »), permet d'intégrer les capacités de dispersion propre à chaque taxon en se basant sur la taille, la forme et la densité du grain de pollen (Prentice, 1985, Sugita, 1994).

Les modèles de dispersion et de déposition des grains de pollen établi par Prentice (1985) puis par Sugita (1993, 1994) constituent les modèles les plus compréhensibles et flexibles pour décrire la dispersion et la déposition des grains de pollen. La fonction développée dans les modèles Prentice/Sugita s'appuie sur un modèle de diffusion des petites particules atmosphériques issues d'une source au niveau du sol (Sutton, 1953, Chamberlain, 1975).

Prentice (1985, 1988) a souligné l'importance et la dominance du transport pollinique aérien par dessus la canopée comme un des quatre principaux mécanismes de transport pollinique décrit par Tauber (1965). Ce modèle estime la charge pollinique pour un point central du milieu de déposition, il est approprié pour les sites où les mouvements horizontaux des grains de pollen après leur déposition sont négligeables, comme les tourbières, les mousses... Le modèle de Sugita (1993, 1994) modifie le modèle de Prentice (1985) pour estimer la déposition des grains de pollen sur la surface entière d'un bassin. Il est plus approprié pour les sédiments lacustres en tenant compte du mixage et de la flottaison qui redistribuent les grains de pollen déposés sur la surface entière du lac.

Les modèles Prentice/Sugita décrivent la relation fonctionnelle entre l'apport pollinique dans un bassin sédimentaire et quatre paramètres qui affectent la charge pollinique (Fig.1. 2) : la production pollinique, la dispersion pollinique (vitesse de chute des grains de pollen, conditions atmosphériques...), la distribution spatiale des plantes sources (distance plante/point de déposition) et la taille du bassin.

Les pré-requis des modèles sont (Sugita, 1998) :

1. Le bassin d'échantillonnage est un cercle ouvert dans la canopée forestière. La taille du bassin est exprimée par le rayon du bassin,
2. La dispersion pollinique est égale dans toutes les directions,
3. Le vent véhiculant les grains de pollen par-dessus la canopée constitue l'agent principal de dispersion,
4. La production pollinique est constante pour chaque taxon,
5. La distribution spatiale de chaque taxon - plante est exprimée en fonction de la distance (en mètres) au point central du bassin,
6. La déposition des grains de pollen est approximée en fonction de la distance (en mètres) à la plante source et elle est dérivée par un modèle de diffusion de petites particules (Sutton, 1953, Chamberlain, 1975). Cette fonction est également dépendante de deux paramètres : la vitesse de chute des grains de pollen spécifique à chaque taxon et la vitesse du vent

Pour le modèle de Sugita, un point supplémentaire est à considérer :

7. Les grains de pollen déposés sur la surface entière du lac sont mélangés avant la sédimentation.

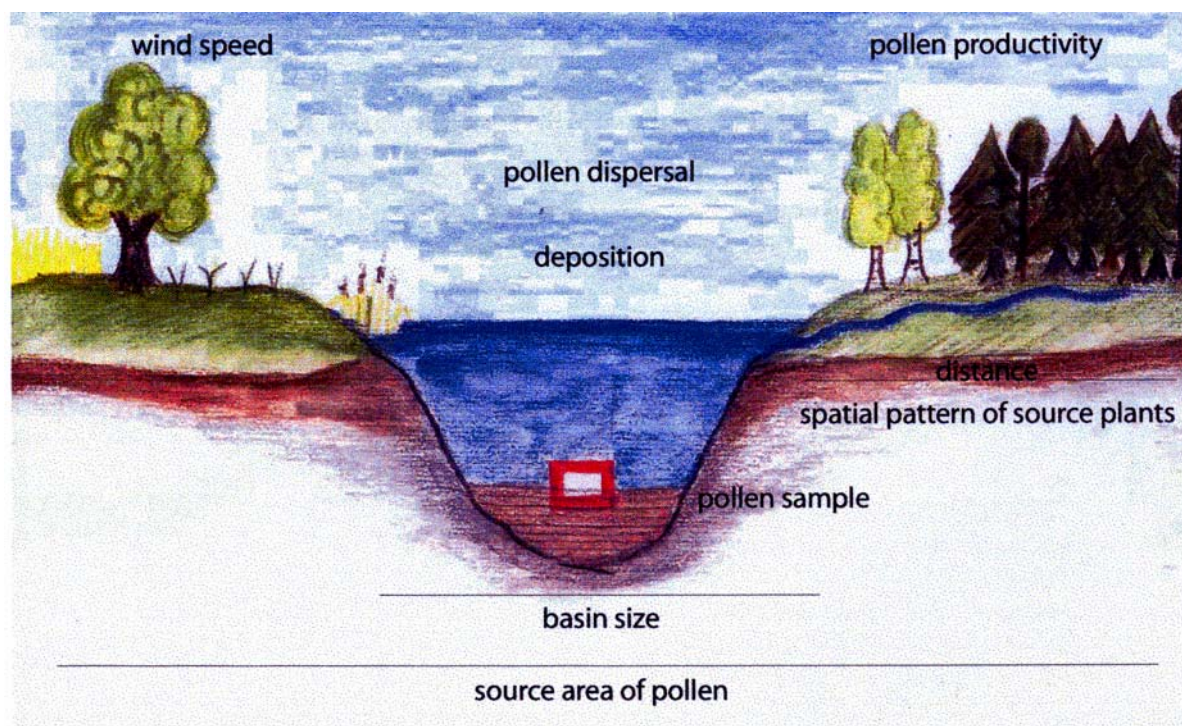


Fig.1. 2 : Les principaux facteurs affectant la relation pollen/végétation : la production pollinique (« *pollen productivity* »), la dispersion et déposition pollinique (« *pollen dispersal and deposition* »), la distribution spatiale des plantes (« *spatial pattern of source plants* ») et la taille du bassin (« *basin size* »). (Reproduit avec permission de Broström, 2002)

Ainsi, les modèles Prentice/Sugita (Prentice, 1985, Sugita, 1993, 1994) définissent la contribution d'un taxon à l'assemblage pollinique, taxon provenant d'une plante à une distance donnée. Plus la plante est éloignée du point de prélèvement, moins elle a tendance à alimenter le spectre pollinique de surface, et inversement. Cette contribution est donc dépendante de la distance plante/point de prélèvement, mais également des capacités de dispersion propre à chaque taxon en se basant sur la taille, la forme, la densité du grain, d'où le nom du type de pondération : « *taxon specific distance weighting* ».

Certains des pré-requis des modèles ne sont pas respectés en situation réelle. La plupart des bassins sédimentaires ne présentent pas une forme circulaire et la rose des vents est souvent dépendante d'un vent dominant qui peut varier au cours de l'année. Dans un paysage hétérogène composé d'une mosaïque de végétation avec des patches arbustifs, arboréens et herbacés, la hauteur de

la canopée ne sera pas uniforme et la direction des vents risque d'être affectée par ces différences de hauteur des plantes. De même, la topographie du paysage constitue une contrainte pour le vent, principalement dans les environnements montagneux. Du fait de leur complexité, les phénomènes aériens et les différences de hauteur des plantes n'ont pas encore été intégrés dans les modèles, mais cette réflexion est en cours (Bunting & Middleton, 2005). Comme le mentionne Georges Box "*all models are wrong but some models are useful*", les modèles simplifient les phénomènes réels pour mieux cibler la relation de cause à effet d'un paramètre (Siegel, 1988). Par la suite, les modèles se complexifient. A l'heure actuelle, les modèles appliqués à des données théoriques et/ou empiriques ont fournis des résultats encourageants et offrent des perspectives intéressantes et stimulantes (Calcote, 1995, Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2005, Nielsen & Sugita, 2005). Ces résultats incitent à poursuivre les tests et à améliorer les modèles.

1.1.2.3 *La Source pollinique adéquate (Relevant Source Area of Pollen : RSAP)*

Les sous modèles ERV permettent de prédire l'aire de végétation à l'origine des grains de pollens enregistrés au point de prélèvement. Ils définissent la distance limite entre l'aire de végétation produisant l'apport pollinique local et celle à l'origine du bruit de fond pollinique régional. Pour estimer correctement les paramètres de production pollinique et d'apport pollinique lointain et les utiliser pour reconstituer la végétation passée, il devient primordial d'identifier l'échelle spatiale de la végétation à l'origine des grains de pollen déposés au point de prélèvement. Plusieurs possibilités existent pour définir la source pollinique. Pour une végétation homogène autour du point de prélèvement, Prentice (1985, 1988) et Sugita (1993) utilisent la notion de « *X% pollen source area* » pour définir l'aire à l'origine de X% des grains de pollen qui se déposent dans un bassin sédimentaire. La détermination de cette aire est dépendante de la vitesse de chute des grains de pollen, elle est restreinte pour les grains lourds avec une vitesse de chute rapide (Bradshaw & Webb III, 1985). Prentice *et al.* (1987) ont montré dans une étude ciblée sur les principaux taxons arboréens du sud de la Suède, que la source pollinique de chaque taxon variait selon la capacité du taxon respectif à se disséminer.

Cependant un spectre pollinique contient plusieurs taxons issus du paysage environnant. Il est donc important d'améliorer la définition et l'identification de la source pollinique qui tiendra compte de plusieurs taxons à la fois et pourra s'appliquer à un paysage avec une végétation hétérogène. L'utilisation des sous modèles ERV permet d'ajuster la relation pollen/végétation en fonction de la distance entre la végétation inventoriée pour des sites issus d'une même région floristiquement homogène. Sugita (1994) a développé le concept de la « source pollinique adéquate » ou « *relevant source area of pollen – RSAP* ». Cette aire est définie comme la distance pour laquelle l'ajustement de la relation linéaire pollen/végétation est optimale et ne peut être améliorée au-delà de cette distance.

Les sous modèles ERV calculent de façon itérative la relation pollen/végétation pour différentes distances végétation/site pollinique. La distance pour laquelle la relation ne peut être améliorée va définir la distance adéquate, soit le rayon du cercle centré sur le point d'échantillonnage pollinique ; cette surface circulaire représente la RSAP. Au-delà de cette distance, les grains de pollen de la végétation « *extra source* » constitueront le bruit de fond pollinique ou l'apport pollinique lointain (ou régional) et leur quantité sera constante entre les sites d'une même région floristique. L'identification de la distance pour la RSAP par la méthode du maximum de vraisemblance (« *maximum likelihood function* ») est décrite dans le chapitre 2.2.6.2.

Si l'on considère plusieurs petits lacs d'une même région floristique, chacun de ces lacs aura sa propre RSAP enregistrant la végétation aux alentours du lac (Fig.1. 3). En revanche le bruit de fond pollinique sera le même pour tous ces lacs (Broström, 2002). La signature pollinique d'un petit lac ou d'une petite tourbière s'exprime donc comme la somme des grains de pollen provenant de la RSAP (partie colorée en jaune, bleu, violet...du spectre sur la Fig.1. 3) et de la flore régionale (partie verte du spectre).

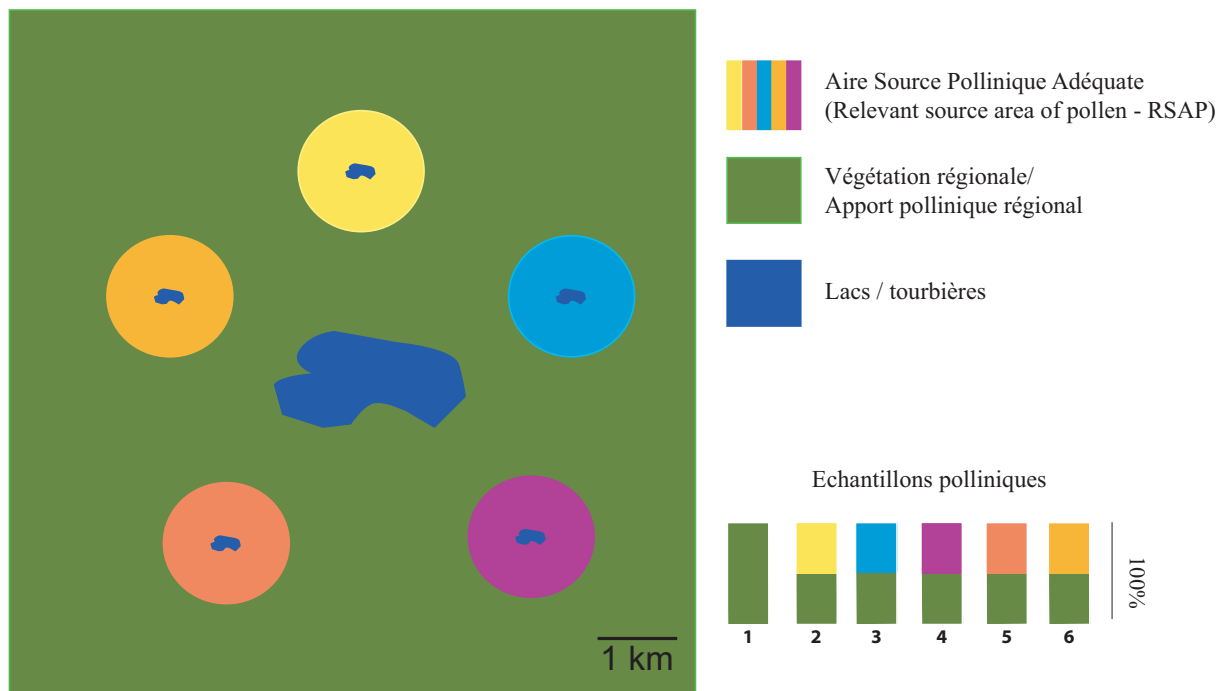


Fig.1. 3 : Paysage schématisé présentant un grand et cinq petit lacs et leur « source pollinique » respective. La composition pollinique d'un petit lac s'exprime par la somme des grains de pollen provenant de la RSAP et de la végétation régionale. Le grand lac enregistre la végétation régionale comme l'apport pollinique régional, le même enregistré par les petit lacs. (Reproduit avec permission de Broström, 2002 et traduit en français par Mazier)

1.2 Reconstitution qualitative et quantitative des pratiques agro-pastorales et des paysages

1.2.1 Du pollen aux pratiques agro-pastorales

L'approche des analogues actuels (Overpeck *et al.*, 1985) implique de pouvoir trouver à l'heure actuelle des paysages et des types de végétation proches de ceux qui auraient pu exister pour la/les périodes cibles (paragraphe 1.1.1). Les analogues actuels sont, par conséquent, sélectionnés dans des espaces caractéristiques de systèmes agraires traditionnels. Les assemblages polliniques de différents types de végétation actuels sont alors comparés avec les spectres polliniques fossiles.

Pour chaque analogue actuel, l'échantillon pollinique de surface provient de mousses collectées dans des types de végétation bien précis (Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hjelle, 1999a, Räsänen, 2001), reflétant un type d'utilisation du sol. Un relevé floristique autour de chaque point de prélèvement est effectué pour une échelle considérée comme fine (1x1m, 10x10m, 100x100m) (Gaillard *et al.*, 1992, 1994). Les espèces sur ces parcelles sont codées en pourcentage de recouvrement soit par une estimation visuelle de leur recouvrement (Gaillard *et al.*, 1992, 1994) soit en utilisant la méthode fréquentielle qui consiste à subdiviser un carré (par exemple 1m²) en 25 sous parties et de noter la présence/absence de la plante dans les 25 sous parties afin de pouvoir calculer le pourcentage de présence de la plante sur le carré cible (Hjelle, 1997, 1998, 1999a).

La relation pluie pollinique actuelle / végétation actuelle / variables environnementales et anthropiques est explorée par le biais d'analyses statistiques (Analyses multivariées : analyse canonique des correspondances – ACC ou analyse de redondance – RDA). Ces analyses permettent de savoir si des types de végétation issus d'activités humaines différentes, comme les prairies de fauches, les pâturages... produisent des spectres polliniques distincts. Dans ce modèle, les échantillons fossiles sont projetés passivement et leur position par rapport aux spectres actuels est quantifiée par des mesures de distance (Overpeck *et al.*, 1985).

La description suivante des études pollen/végétation/type d'utilisation du sol ne se veut pas exhaustive, elle permet de décrire certains résultats obtenus par la méthode comparative dans les régions nordiques. Gaillard *et al.* (1992,1994) ont sélectionnés des analogues actuels dans le sud de la Suède pour reconstituer l'histoire des pratiques humaines pour les trois derniers millénaires. Ils ont testé statistiquement (Analyse canonique des correspondances et moyenne pondérée) l'effet des différents modes d'utilisation du sol (pâturage, fauche, culture, émondage...) de l'intensité de pâture, du type de cheptel et des paramètres édaphiques (pH, NH₄, perte au feu...) sur les assemblages polliniques. Les résultats ont montré que certains types d'utilisation du sol comme le fauchage, le pâturage et la culture produisaient des assemblages polliniques distincts. Les études ont mis en évidence un groupe de taxons corrélés et codifiés en fonction de certaines variables environnementales et anthropiques. Les taxons *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, Cyperaceae, *Galium*-type,

Potentilla-type constituent des marqueurs des pâturages et *Plantago lanceolata*, *Rhinanthus* et Poaceae se retrouvent plus fréquemment dans les prairies de fauche. Le modèle statistique a ensuite été utilisé pour reconstituer l'occupation du sol et la pression de pâture à partir de données polliniques fossiles de trois tourbières. Certaines limites d'utilisation des analogues actuels ont été mises en évidence comme le manque de référentiel forestier pour des périodes supposées fortement boisées où l'impact de l'homme sur le couvert forestier serait peu conséquent. Hjelle (1999a, 1999b) a également développé l'approche comparative en Norvège pour estimer l'influence des pratiques humaines, fauchage et pâture, sur les assemblages polliniques de surface pour quatre zones climatiques. Tout comme Gaillard *et al.* (1992), l'utilisation des méthodes statistiques a permis la distinction des assemblages polliniques issus de prairies de fauche et de pâture. Toutefois, les analyses ne permettent pas la différenciation entre des prairies de fauches et des pâturages utilisés précédemment comme prairie de fauche. Les taxons *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosa*-type, *Ranunculus acris*-type et Cichoriodeae se retrouvent à la fois dans les zones pâturées et fauchées. *Galium*-type, *Cirsium*-type et *Succisa* sont associés préférentiellement aux pâturages à l'inverse d'*Achille*-type et *Alchemilla* corrélés aux zones fauchées. Plus récemment, Räsänen (2001) a constitué un référentiel d'analogues actuels au nord de la Fennoscandie. Elle s'est intéressée, entre autre, à différencier les taxons corrélés au piétinement, au pâturage et aux zones d'établissements.

Toutes ces études ont permis d'améliorer l'interprétation qualitative des diagrammes polliniques pour les régions nordiques. Les résultats avancés présentent principalement une valeur régionale et essentiellement pour des espaces de plaines. Ils sont difficilement extrapolables pour les régions et flores méridionales et notamment montagneuses. Comme l'ont suggérés Gaillard *et al.* (1992, 1994), il était nécessaire de transposer cette méthode à d'autres secteurs géographiques. Sous l'impulsion du programme collectif de recherche : « *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne Basque* » dirigé par Didier Galop (1999-2003) et dans le cadre de notre thèse, l'établissement d'un référentiel d'analogues actuels pour des espaces pastoraux a été engagé dans les estives du massif d'Iraty (voir chapitres 2, 3 et 4). Ce programme pionnier en France pour la calibration du signal pollinique d'anthropisation en utilisant l'approche comparative, a permis d'identifier les marqueurs polliniques traduisant une activité pastorale locale et d'isoler les marqueurs polliniques d'activité humaine régionale (chapitres 3 et 4) (Mazier, 2001, Galop *et al.*, 2003, Mazier *et al.*, 2006). Par la suite, d'autres études sur le massif alpin du Champsaur ont été entreprises (Court-Picon *et al.*, 2005, 2006) et ont mis en évidence de nouveaux marqueurs polliniques propres à cet espace géographique. Ainsi les taxons *Sanguisorba minor*, *Vicia*-type sont reliés aux prairies de fauche, *Lotus*-type, *Onobrychis*-type, *Centaurea nigra*-type et *Serratula*-type aux pâturage et enfin *Synapsis*-type et *Papaver rhoeas* aux cultures.

Pour mener l'étude de la relation pollen/végétation en montagne basque, développée dans cette thèse, une nouvelle méthode d'étude de la végétation a été envisagée permettant d'accéder à la

structure horizontale et verticale des communautés végétales inventoriées (voir chapitres 2 et 3). Les données floristiques obtenues offrent la possibilité de définir les unités de végétation pastorale et de mieux contraindre la relation pollen/végétation pour identifier les indicateurs polliniques locaux du pastoralisme. Les résultats de cette étude sont développés dans le chapitre 3 et leur utilisation pour reconstituer l'histoire du pastoralisme à partir des données polliniques fossiles de la tourbière de Sourzay (massif d'Iraty) est exploitée dans le chapitre 4.

1.2.2 Du pollen aux paysages

Parallèlement et en complément à l'approche des analogues actuels, l'approche quantitative offre la possibilité d'estimer la proportion des différents types d'utilisation du sol constituant le paysage et d'accéder à leur distribution spatiale autour des points de prélèvement fossiles. Comment s'organisent les pâturages, les prairies de fauche, les cultures, les forêts de feuillus...autour des bassins sédimentaires (marais, tourbière, lac...) ?

Définir l'échelle spatiale du paysage reflétée dans les spectres polliniques actuels et /ou passés constitue l'un des enjeux majeurs des palynologues. Cette échelle va définir l'espace géographique, ou l'aire source pollinique, qui affecte l'assemblage pollinique observé au point de prélèvement. La taille de la source pollinique dépend de la taille du bassin sédimentaire (Jacobson & Bradshaw, 1981, Prentice, 1985, Sugita, 1994), des différentes caractéristiques de dispersion des grains de pollen (Tauber, 1965, Prentice, 1985, Jackson, 1990) et de la distribution spatiale des plantes dans la végétation (Jackson, 1990, Sugita, 1994, Bunting *et al.*, 2004). Des études empiriques et des simulations ont montré que plus la taille du bassin est restreinte, plus les assemblages polliniques reflètent la végétation locale (Jacobson & Bradshaw, 1981, Sugita, 1994). A l'inverse, les assemblages polliniques provenant de grands bassins traduisent une image plus régionale de la végétation (Webb *et al.*, 1978, Sugita, 1994). Les données polliniques des grands bassins enregistrent la végétation environnante de façon homogène et permettent d'estimer correctement la végétation régionale et par conséquent l'apport pollinique lointain (Sugita, 1994).

Sugita (2000, in press-b, in press-a) a proposé le « *Landscape Reconstruction Algorithm* » (LRA) pour reconstruire les changements de végétation, en terme de pourcentage des taxons dans la végétation, à partir des données polliniques fossiles. L'approche LRA se décline en quatre parties (Fig.1. 4) : 1) estimation de la végétation régionale à partir des données polliniques de grands lacs soit pour un horizon chronologique ou pour une série chronologique en utilisant le modèle REVEALS (« *Regional Estimates of VEgetation Abundance from Large Sites* ») (Sugita, in press-b) ; 2) estimation de la RSAP, au temps t_i désiré, pour le bassin sédimentaire (tourbière ou petit lac) pour lequel la reconstruction de la végétation est envisagée ; 3) estimation de l'apport pollinique lointain en

se basant sur la végétation régionale et la RSAP ; 4) reconstruction de la composition de la végétation locale comprise dans la RSAP par la soustraction au spectre pollinique de l'apport pollinique régional (provenant de la flore régionale) en utilisant le modèle LOVE (*Local Vegetation Estimate*) (Sugita, in press-a).

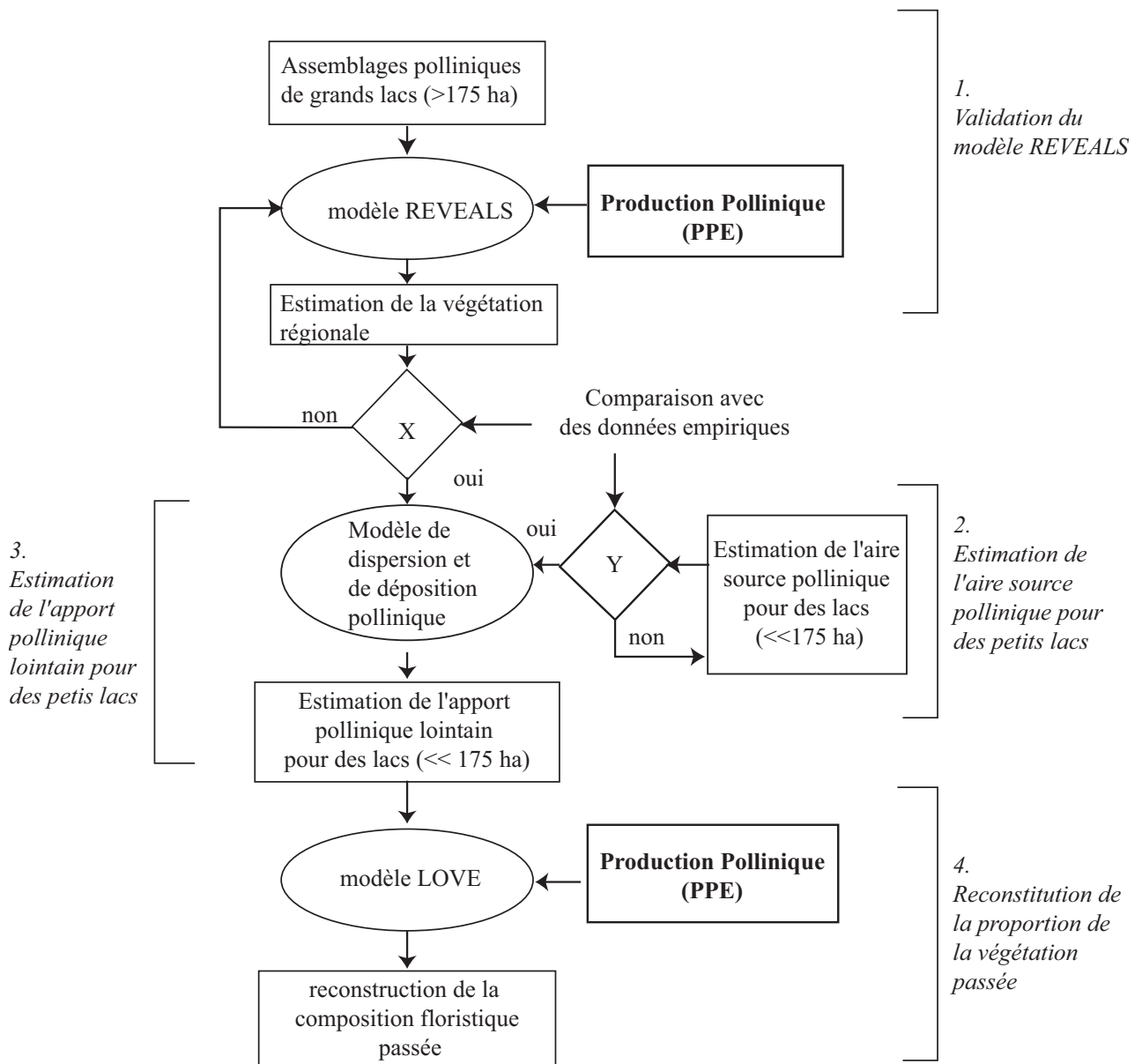


Fig.1. 4 : Les quatre étapes de « Landscape Reconstruction Algorithm ». (Sugita & Walker, 2000, Sugita, en préparation) pour reconstruire la végétation passée des sites d'études. Pour plus de détails, se référer au texte (Reproduit avec permission de Hellman 2005 (adapté de Sugita, non publié) et traduit en français par Mazier)

La RSAP d'un même site change au cours du temps due aux changements de composition floristique et de la structure de la végétation. De même, la RSAP est différente en fonction du type de bassin et du paysage considéré. L'identification de la RSAP est possible en utilisant soit les modèles de simulation soit des données empiriques ou dans le meilleur des cas les deux conjointement. Sugita (1994) a utilisé la simulation pour prédire la RSAP de différentes tailles de bassins d'un paysage forestier simplifié nord américain. Pour des dépressions forestières (rayon de 2 m) la distance de la RSAP est estimée à un rayon de 50-100 m. Elle est de 300-400 m pour des petits lacs ($R = 50$ m) et de 600-800 m pour des lacs de moyenne taille ($R = 250$ m). Pour des paysages semi-ouvert et ouvert du sud de la Suède, la simulation a identifié une RSAP de 800-1000 m pour des petites dépressions et des étangs de 3 ha (Sugita *et al.*, 1999, Broström, 2002). D'autres études ont utilisé des données empiriques floristiques et polliniques pour estimer la RSAP. Dans le Wisconsin et le Michigan, Calcote (1995) a identifié une RSAP de 50-100 m pour des petites dépressions en milieu forestier, validant la simulation de Sugita (1994). De même, Bunting *et al.* (2005) ont estimé une RSAP de 50-100 m pour des étangs marécageux dans des forêts anglaises. Broström *et al.* (2005) se sont intéressés aux paysages de culture du sud de la Suède et ont trouvé une RSAP de 400m pour des mousses. Les études empiriques ci-dessus sont effectuées à partir de données actuelles, Nielsen et Sugita (2005) furent les premiers à tenter d'estimer la RSAP de lacs de moyenne taille (3.5 – 27 ha) à partir des cartes historiques du Danemark. Ils trouvèrent une RSAP de 1700 m pour la période historique de 1800 AD.

Appliquer la stratégie « *Landscape Reconstruction Algorithm* » pour reconstruire les paysages passés nécessite de connaître la RSAP des bassins sédimentaires à partir desquels on souhaite reconstruire la végétation. La **production pollinique** des taxons (PPE) caractéristiques de la région d'étude constitue l'**un des paramètres cruciaux** pour mener à bien la reconstitution (Fig.1. 4).

La production pollinique des taxons caractéristiques d'un paysage est indispensable pour estimer la RSAP et l'apport pollinique régional. A l'heure actuelle, plusieurs études ont été réalisées pour les pays nordiques (Hjelle, 1998, Sugita *et al.*, 1999, Broström, 2002, Broström *et al.*, 2004, Nielsen, 2004, Bunting *et al.*, 2005). D'autres études sont en cours dans le nord de la Suède, en Estonie, dans le plateau agricole suisse (Soepboer *et al.*, accepted), en Afrique du Sud et dans les montagnes jurassiennes franco-suisse (chapitre 5). L'ensemble des productions polliniques (PPE – « *Pollen Production Estimates* ») pour l'Europe via le réseau de travail POLLANDCAL (« *POLLen LANDscape CALibration* ») sera prochainement publié (Broström *et al.*, in prep).

Actuellement, aucune étude sur la production pollinique n'a été entreprise en France, et les PPE disponibles ne comprennent pas toujours les taxons clés du paysage désiré. Cette thèse pose les premières bases pour reconstruire les paysages passés dans l'est de la France et constitue la première

étude de ce genre pour l'Europe occidentale. Elle se propose de constituer le premier jeu de données PPE en France et s'applique à la région de moyenne montagne jurassienne. La production pollinique des taxons caractéristiques des pâturages boisés jurassiens ainsi que l'apport pollinique régional de ces taxons sont décrit dans le chapitre 5. Cette étude a également permis de définir la source des pollens (RSAP) enregistrés dans les mousses du paysage semi-ouvert jurassien (chapitre 5).

Chapitre 2 : Site et stratégie d'étude

2.1 L'approche des analogues actuels : Le Pays Basque



Photo 2. 1 : Photographie des montagnes basques (Mazier, 2002)

2.1.1 Du pollen aux pratiques agro-pastorales dans le massif pyrénéen

Les études sur les relations homme/environnement dans les Pyrénées ont été amorcées à la fin des années quatre-vingt dans le cadre du programme PIREN du CNRS. La multiplication des sites d'étude en différents points du massif, avait comme ambition de saisir les grandes étapes, les rythmes et les conséquences phytogéographiques de l'anthropisation de la chaîne pyrénéenne. Une synthèse à l'échelle des Pyrénées de l'Est fut dressée par Galop (1998), une autre est en cours de réalisation dans la partie occidentale de la chaîne (Galop & Rendu, 2001). Galop (2000, Galop *et al.*, 2003) aborde les grandes étapes de l'anthropisation sur l'ensemble du versant nord des Pyrénées pour les sept derniers millénaires. L'auteur dresse une synthèse des données palynologiques obtenues à partir de six tourbières réparties à différentes altitudes le long de la chaîne Pyrénéenne (du Pays Basque aux Pyrénées Orientales). La trame chronologique et les interprétations spatiales émises à partir des données polliniques fossiles, révèlent différentes phases d'occupation et d'exploitation de l'espace

montagnard. Elles mettent l'accent sur l'existence de seuils rythmant une histoire complexe et caractérisée par d'importantes variabilités spatio-temporelles.

Dans ces mêmes articles, Galop (2000, Galop *et al.*, 2003) remet en cause l'utilisation systématique des « taxons guides » de Behre (1981) pour appréhender l'anthropisation des territoires pyrénéens. Il appelle à plus de critiques sur leur utilisation et insiste sur le besoin de développer de nouvelles méthodes palynologiques pour affiner l'interprétation du signal pollinique. Il décrit, également, la nécessité d'intégrer d'autres disciplines pour croiser et confronter les informations.

2.1.1.1 Approche interdisciplinaire au Pays Basque

Le croisement des données entre archéologie, histoire et paléoenvironnement s'avère indispensable si on aspire à une meilleure compréhension des dynamiques d'anthropisation dans la longue durée. Les problèmes liés à l'interprétation spatiale des données polliniques ainsi que l'appréciation des pratiques imposent de mettre en place une démarche complexe. Cette démarche suppose des analyses intégrées faisant intervenir différentes disciplines dans un même secteur.

Les travaux engagés sur le Pays Basque témoignent d'une volonté commune de développer et de tester, tant au niveau paléoécologique qu'archéologique, de nouvelles méthodes destinées à accroître les possibilités de corrélations interdisciplinaires.

Parmi les questions soulevées par ces travaux, émergeait celle de la représentativité spatiale des données polliniques fossiles. Les taxons polliniques restituent-ils une image locale ou régionale des activités agro-pastorales? Comment discriminer l'information spatiale apportée par ces taxons? Pour répondre à ces questions, la calibration du signal pollinique se présentait comme une piste de recherche prioritaire et nécessitait la mise en place d'un référentiel pollinique actuel dans une zone de moyenne montagne : le massif d'Iraty.

2.1.1.2 Vers la constitution d'un référentiel pollinique actuel autour du bassin de Sourzay

A l'échelle pyrénéenne, le massif d'Iraty constitue un vaste espace pastoral où les pratiques restent encore particulièrement vivaces et traditionnelles. Un cheptel de plusieurs milliers de têtes (principalement des ovins, mais aussi des bovins, des équins et quelques porcins) parcourt les estives du massif d'Iraty selon un système pastoral dévolu à la production laitière. Celui-ci impose le maintien de cabanes en altitude (cayolars) dans lesquelles sont fabriqués les fromages et où sont quotidiennement rassemblées les brebis pour la traite. Un tel système favorise à proximité des structures pastorales le développement de cortèges floristiques spécifiques et directement liés à cette pratique (Braun-Blanquet, 1948).

Ce terrain semblait totalement favorable à la mise en place d'un référentiel pollinique actuel pour calibrer le signal pollinique pastoral. Dans une première étude, la constitution d'un référentiel a été réalisée sur deux secteurs de géologie distincte à l'échelle du bassin d'Artxilondo et du vallon d'Harpéa (Mazier, 2001). Ce travail préliminaire a constitué une étude de faisabilité, de validité de l'approche comparative (comparaison directe entre spectres actuels et fossiles). Il a permis de fixer les limites géographiques de notre référentiel, qui se positionnait sur un territoire étudié vaste présentant une géologie contrastée. La nature du substrat induisait une différence de diversité floristique entre les sites qui limitait l'application du référentiel actuel aux données fossiles.

Ainsi, s'est imposée la nécessité de recentrer le territoire d'étude autour d'un territoire de lithologie plus homogène. Le choix s'est porté sur le bassin versant de Sourzay qui présente une altitude oscillant entre 900 et 1300 m. Au cœur de ce bassin, se présente une petite tourbière topogène alimentée, principalement, par les eaux de ruissellement de son bassin versant. Du fait de cette propriété et de la faible superficie de la tourbière (inférieure à un hectare), les grains de pollen conservés ont une origine majoritairement locale (Jacobson & Bradshaw, 1981, Prentice, 1985, Sugita, 1994). Les analyses polliniques sont sensées livrer des informations locales sur l'histoire de la végétation et sur l'impact des pratiques agro-pastorales (Galop *et al.*, 2003).

Cette zone atelier, d'une superficie restreinte, a été privilégiée pour développer, tester, calibrer et valider de nouvelles méthodes : constitution d'un référentiel comportant des analogues actuels polliniques (chapitre 3) et microfossiles non polliniques (Cugny, 2004) et confrontation directe entre le référentiel et les données fossiles de la tourbière (chapitre 4). Pour pouvoir transposer les résultats des analogues actuels aux données polliniques fossiles, il était impératif de se placer dans un contexte géographique et écologique le plus proche possible des tourbières (Gaillard *et al.*, 1992, Hjelle, 1998).

Pour cette partie de thèse, la démarche de prospection et la recherche des analogues actuels ont été guidées par les questions suivantes :

- Existe-t-il une différence de composition floristique entre des milieux surpâturés, des milieux extensifs, des milieux humides, des forêts pâturées ?
- Peut-on sur la base des assemblages polliniques caractériser un type de végétation ?
- Peut-on discriminer des taxons polliniques directement inféodés aux pratiques pastorales ?
- Peut-on apporter des renseignements sur la représentativité spatiale des taxons polliniques ?

2.1.2 Sélection des sites dans le bassin de Sourzay

Comme il fut énoncé précédemment, les efforts de prospection se sont focalisés autour de la tourbière de Sourzay, à la base du versant nord du pic d'Occabé, à 1140 mètres d'altitude (Fig.2. 1). La recherche des analogues actuels repose sur une stratégie d'échantillonnage préférentielle qui vise à

sélectionner des milieux végétaux bien distincts les uns des autres et susceptibles d'apporter des informations par rapport à la pression pastorale exercée sur le milieu.

Pour faciliter le travail de terrain, notre stratification d'échantillonnage s'appuie sur une approche quasi-expérimentale en sélectionnant quatre axes ou transects sur le bassin versant (Fig.2. 1). Les quatre transects sont centrés sur le point de prélèvement fossile et recouvrent un panel de communautés végétales présentant un large gradient de pression pastorale et d'ouverture du milieu. Ces transects devaient écarter les zones de trop grande hétérogénéité topographique comme les talwegs, les ruisseaux... En effet, ces variations morphologiques induisent une succession de cortèges floristiques sur de trop courtes distances. De même les zones de transition entre les milieux (tourbière, fougère...) n'ont pas été prises en compte, elles s'avéraient trop discontinues. Ainsi, seuls les milieux présentant une végétation d'aspect homogène (homogénéité structurale, floristique et écologique), sur une superficie minimale de 100 m², ont retenu notre attention.

Le long de chacun de ces quatre transects, nous avons sélectionné les endroits « naturels » (exclusion des zones perturbées, ruisseaux, remblais de route...) présentant une végétation homogène et susceptible d'être documentés sur la charge pastorale. L'objectif de notre étude n'était pas de fournir une cartographie de la végétation sur ce secteur.

Ainsi pour chaque changement de végétation suffisamment important, un relevé de végétation phytosynusiale a été effectué. Le recouvrement linéaire des types de végétation a été mesuré le long du transect, par un toposfil, en fixant comme point de référence (point 0) le point de sondage de la tourbière.

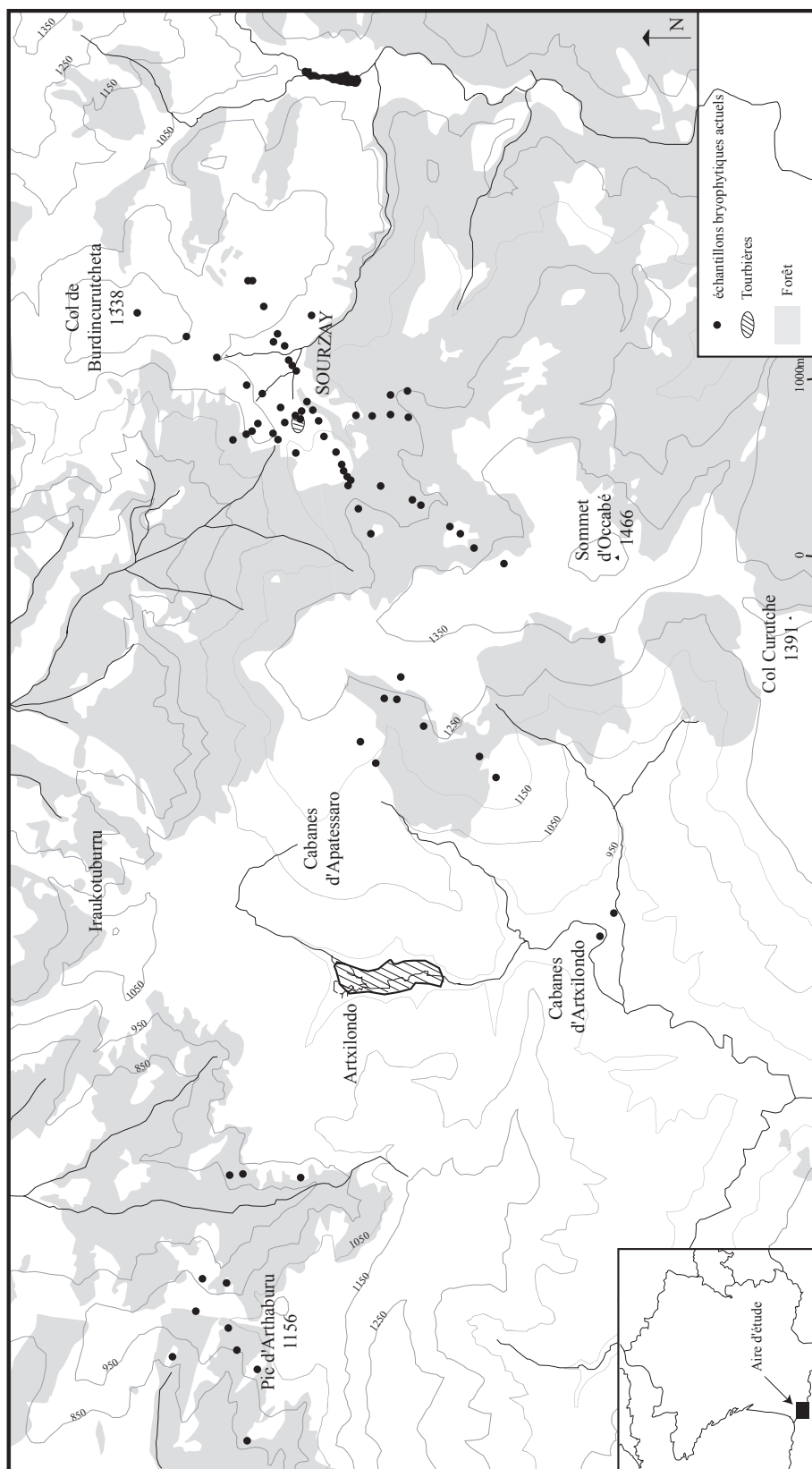


Fig.2. 1 : Répartition des échantillons du référentiel actuel (71 spectres polliniques) et localisation des tourbières (Artxilondo et Sourzay)

La majorité des cas de figures de pression pastorale (reposoir à troupeaux (Photo 2. 2a), milieux extensifs (Photo 2. 2b), forêts pâturées ou non...) a pu être inventoriée et décrite sur les transects. Néanmoins lorsque ce n'était pas le cas, les situations manquantes ont été recherchées en dehors des axes définis (enclos) et du bassin versant (chênaie et hêtraie pastorales).



Photo 2. 2 : Photographies d'un reposoir à troupeaux (a) et d'un milieu extensif parcouru (b).

Au total 71 sites sont répartis sur le bassin versant de la tourbière de Sourzay, près des cabanes d'Artxilondo, d'Apatessaro, et du pic d'Arthaburu (Fig.2. 1). L'ensemble des sites est décrit par des données botaniques (cf. § 2.1.3), palynologiques (cf. § 2.1.5.1) et des variables pastorales et environnementales (cf. § 2.1.4).

2.1.3 La méthode phytosynusiale intégrée

En Europe centrale et occidentale, la phytosociologie sigmatiste définie par Braun-Blanquet (1964) s'est imposée depuis les années 20 comme la principale méthode pour l'étude de la végétation. L'utilisation quasi systématique de cette méthode depuis des décennies, a permis de constituer une importante banque de données floristiques et d'apporter une bonne connaissance de la végétation. Cependant, elle présente de nombreux inconvénients décrits par Gallandat (1995) dont ceux d'accorder peu d'importance aux processus explicatifs (déterminisme écologique, dynamique) et à l'organisation verticale et horizontale des composantes végétales. En effet, l'approche phytosociologique classique ne reconnaît qu'un seul niveau descriptif (association végétale forestière, herbacée, muscinale), elle ne permet pas de rendre compte de toute la complexité d'un écosystème, de choisir un niveau d'analyse (spatio-temporel) adapté et de comprendre l'articulation entre les différentes composantes végétales.

Or, ces limites sont particulièrement ressenties dans des zones sylvo-pastorales, comme les pâturages boisés. Comment décrire ces zones forestières où se mélangent des affleurements couverts de myrtille avec des milieux pâturés, sous une couverture d'arbres et d'arbustes ? Comment appréhender, pour notre propos, l'influence de la structure de la végétation sur la pluie pollinique

actuelle ? Ces questions nécessitaient de développer une nouvelle approche intégrant différentes échelles d'analyse : la méthode phytosynusiale intégrée.

2.1.3.1 *Concept*

La phytosociologie synusiale intégrée a été pensée par ses auteurs (De Foucault, 1986, Gillet, 1986, Julve, 1986, Gillet *et al.*, 1991, Gillet & Gallandat, 1996) comme un perfectionnement de la phytosociologie sigmatiste classique de Braun-Blanquet (1964). Elle offre des outils pour explorer scientifiquement les relations entre structure et comportement dynamique des communautés végétales à toutes les échelles d'organisation. Elle fournit les éléments d'une véritable approche systémique en intégrant différentes échelles d'organisation spatio-temporelle des communautés végétales complexes et hétérogènes comme le cas des écosystèmes forestiers et sylvo-pastoraux.

En ce qui concerne cette étude focalisée sur la relation pollen/végétation pour une échelle locale, nous ne retiendrons que les deux premiers niveaux d'organisation de base (Fig.2. 2) : la synusie et la phytocénose définies par Gillet (1991) :

1) la synusie constitue le premier niveau d'intégration. C'est une communauté élémentaire de plantes (patch de végétation) évoluant dans des conditions environnementales uniformes (microclimat, microtopographie, sol, facteurs biologiques). Ainsi, chaque synusie est une unité végétale homogène floristiquement, physionomiquement et écologiquement. La synusie ne recouvre qu'une seule strate. Or, dans une forêt, chaque strate est formée d'une ou de plusieurs synusie(s). Un arbre va donc traverser différentes synusies au cours de son existence. La Fig.2. 2 montre l'organisation des synusies dans une phytocénose « pâturage boisé ». Concrètement sur le terrain, réaliser un relevé synusial revient à décrire, selon le code semi-quantitatif de Braun-Blanquet (1964), l'abondance-dominance et la sociabilité des espèces floristiques inventoriées dans une synusie précise.

2) La phytocénose englobe un ensemble de synusies. Ces synusies sont fonctionnellement liées entre elles à la fois spatialement (mosaïques, stratification) et temporellement (aspects saisonniers, cycles de régénération). Les phytocénoses sont décrites sur la base des synusies qu'elles contiennent. Un relevé phytocénotique consiste à quantifier, par le code Braun-Blanquet, les synusies qui la décrivent.

La méthode d'étude de la végétation choisie pour le Pays Basque offre l'avantage de mieux cerner, ne serait ce que visuellement, l'emboîtement des strates herbacées hautes, basses. Ce qui permet d'identifier les zones de refus protégées de la dent de l'herbivore, et d'inventorier les plantes, présentes dans ces synusies, qui pourraient contribuer d'avantage aux spectres polliniques. Elle offre aussi la possibilité de comprendre pourquoi certains spectres des phytocénoses prairiales présentent une proportion en graminées différentes.

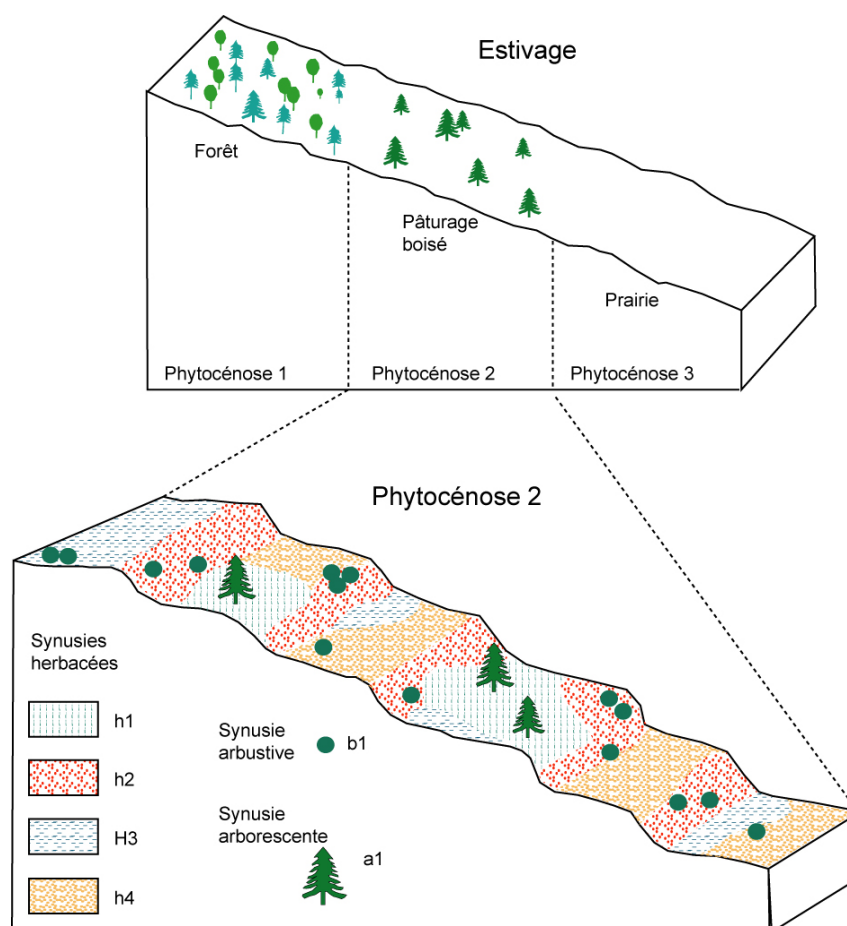


Fig.2. 2 : Illustration des différents niveaux d'organisation de la végétation intégrés dans l'approche phytosociologie synusiale (d'après Gillet et Gallandat, 1996)

2.1.3.2 Acquisition des données de terrain

Avant toute acquisition des données, il est nécessaire de procéder à une étude préliminaire pour se faire une idée de la diversité des phytocénoses de la zone d'étude. De plus, comme notre étude vise à évaluer l'impact du pastoralisme sur la végétation, la prospection préliminaire s'est axée sur l'inventaire des communautés végétales susceptibles d'être en relation avec la charge pastorale. En outre, l'utilisation des statistiques pour établir une typologie des communautés végétales imposait de répéter plusieurs fois les cas de figures par type de phytocénose.

2.1.3.2.1 L'échantillonnage des synusies

La première étape est de repérer les différentes synusies qui constituent la phytocénose. Ces synusies se structurent à la fois verticalement et horizontalement.

La structure verticale est directement dépendante des strates. Dans le cadre de cette étude, 3 strates ont été distinguées : les strates arborescente, arbustive et herbacée. Chaque strate comporte un

certain nombre de synusies, par exemple dans la strate arborescente, on peut différencier les arbres dominants (sous-strate arborescente haute : A) et les arbres dominés (sous-strate arborescente basse : a). Les hauteurs indicatives de ces sous strates sont données dans le Tableau 2. 1. Ces valeurs indicatives peuvent varier en fonction des espèces présentes et des conditions locales, notamment pour les strates herbacées soumises à l'action du broutage plus ou moins important en fonction de la saison.

Sous-strate	Abbréviation	Hauteur min. indicative	Hauteur max. indicative
Arborescente haute	A	18 m	32 m
Arborescente basse	a	8 m	18 m
Arbustive haute	B	2 m	8 m
Arbustive basse	b	0.5 m	2 m
Herbacée haute	H	30 cm	150 cm
Herbacée basse	h	1 cm	50 cm

Tableau 2. 1 : Liste des différentes strates et sous-strates utilisées dans le Pays-Basque avec les hauteurs indicatives et les abréviations utilisées correspondantes (d'après Vittoz, 1998)

A l'intérieur de chaque sous-strate, les synusies sont disposées en mosaïque. En général, les sous-strates arborescentes et la sous-strate arbustive haute ne sont constituées que d'une seule synusie, ce qui n'est pas le cas pour les strates herbacées. Le substrat, la microtopographie (bosses ou creux) et la lumière sont les principales causes de variations au sein d'une phytocénose. Par exemple, dans une phytocénose prairiale, certaines espèces vont se développer préférentiellement sur des bosses, où le sol est peu épais et sec, comme le thym serpolet, alors que d'autres espèces préféreront des espaces avec plus de sol et plus d'humidité.

La surface du relevé de synusie dépend de la strate étudiée et sera logiquement plus importante pour les synusies arborescentes. La grande hétérogénéité rencontrée au Pays Basque ne permettait pas de faire des relevés sur des surfaces importantes. De plus, l'objectif de cette étude n'a pas pour but de faire une typologie exhaustive des communautés végétales mais de dresser un état des lieux de la diversité floristique et de la structure de la végétation, pour calibrer le signal pollinique des phytocénoses sélectionnées.

Une liste complète est dressée pour toutes les espèces présentes dans la surface retenue pour la synusie (fragmentée ou non). Pour les ligneux, la lettre A et a sont ajoutées au nom de la sous-strate arborescente respectivement haute et basse. De même, pour les arbustes B ou b et les herbacées H ou h. Les indices d'abondance-dominance (AD) et d'agrégation ou de sociabilité (AG) sont donnés pour chaque espèce. L'indice AD (code semi-quantitatif de Braun-Blanquet, 1964) est une estimation

globale de la densité (nombre d'individus ou abondance) et du taux de recouvrement (projection verticale des parties aériennes des végétaux ou dominance) des éléments de la synusie dans l'aire échantillon. Le recouvrement est estimé en fonction de la surface réellement occupée par la végétation et non en proportion de la surface totale du relevé. Les classes suivantes sont distinguées :

- r un ou quelques rares individus, recouvrement insignifiant ;
- + éléments peu ou très peu abondant, recouvrement inférieur à 1% ;
- 1 éléments assez abondants, recouvrement inférieur à 5% ;
- 2 éléments très abondants, recouvrement entre 5 et 25% ;
- 3 recouvrement compris entre 25 et 50%, abondance quelconque ;
- 4 recouvrement compris entre 50 et 70%, abondance quelconque ;
- 5 recouvrement compris entre 70 et 100%, abondance quelconque.

L'indice d'agrégation est une estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des individus dans la synusie. Cinq classes sont différenciées pour cet indice :

- 1 l'espèce est isolée, plus ou moins dispersée ;
- 2 l'espèce croît en petites touffes isolées ;
- 3 l'espèce croît en groupes et forme de très grosses touffes, des coussinets ou de petites taches ;
- 4 l'espèce croît en colonies ou forme de tapis discontinus ;
- 5 l'espèce constitue un peuplement dense et très étendu

Le relevé floristique est complété par des indications précises permettant son identification : informations structurelles (hauteur moyenne des synusies), caractères de la synusie (relevé fragmenté, linéaire...), situation géographique (appartenance au relevé phytocénétique n°x). La nomenclature utilisée pour la détermination des espèces est celle de Tutin *et al.* (1964-1980).

2.1.3.2.2 L'échantillonnage des phytocénoses

Les phytocénoses correspondent au niveau d'intégration supérieur et sont constituées et décrites par un certain nombre de synusies. Les phytocénoses doivent remplir le critère d'homogénéité au niveau structurel (densité et taille des arbres et arbustes) et au niveau synusial (composition en synusies). Cette homogénéité de la végétation suppose une homogénéité géomorphologique et mésoclimatique à cette échelle (pente et orientation semblables, substratum géologique identique, mosaïque régulière de creux et de bosses...). La transition entre deux phytocénoses contiguës se repère par l'apparition ou/et la disparition concomitante de plusieurs types de synusies. Pour être représentative de la phytocénose, l'aire-échantillon, ou la station, doit être suffisamment étendue

spatialement pour inclure la quasi-totalité des types de synusies. Contrairement aux synusies, on ne peut pas procéder à un relevé fragmenté, la station correspond toujours à une surface continue. En revanche, sa taille et sa forme sont très variables en fonction de la phytocénose étudiée. La forme carrée a été privilégiée dans la plupart des cas. Dans d'autres cas, la forme du relevé s'est adaptée à celle de la phytocénose tout en prenant soin de se situer au centre de la phytocénose.

Le relevé contient la liste exhaustive de toutes les synusies rencontrées dans la station ($A_1, a_2, \dots, H_1, h_2, \dots$). Les indices d'abondance-dominance et d'agrégation sont attribués aux synusies. L'indice d'abondance-dominance s'applique en considérant surtout le recouvrement de la synusie relativement à la surface totale de la phytocénose, suivant les mêmes classes appliquées aux synusies (paragraphe précédent). L'indice d'agrégation codifie la répartition spatiale des synusies dans la phytocénose, l'échelle peut se résumer ainsi :

- 1 synusie éclatée en fragments réduits à quelques individus ;
- 2 synusie formée de fragments ouverts plus ou moins étendus, à contours flous, dans lesquels les végétaux sont répartis de façon clairsemée ;
- 3 synusie morcelée en fragments fermés, bien individualisés mais peu étendus ;
- 4 synusie peu morcelée, formée de fragments assez denses, souvent anastomosés ;
- 5 synusie très peu morcelée, formée de fragments denses à contours circulaires ou ovoïdes.

Tout comme pour le relevé synusial, le relevé phytocénotique est complété par des indications précises permettant son identification et sa localisation dans l'espace, d'autres informations complémentaires sont aussi prises en considération comme des mesures édaphiques, anthropiques... (§ 2.1.4). Les deux types de relevés (synusiaux et phytocénotiques) ont été réalisés exhaustivement sur l'ensemble des 71 sites.

2.1.3.3 *Traitement des données de végétation*

Avant tout traitement, l'ensemble des données a été intégré dans la base de données Phytobase (Gillet, 2004), développée au laboratoire d'écologie végétale de l'université de Neuchâtel. Cette base de données relationnelles, élaborée sous 4^{ème} Dimension (4D), est adaptée à la gestion des données issues de l'approche synusiale intégrée.

Au départ, cette base contient la liste de toutes les espèces de végétaux en Suisse. Elle a été complétée, à notre demande auprès de François Gillet, pour les espèces supplémentaires inventoriées au Pays Basque. La base comporte des formulaires de saisies pour les phytocénoses, les synusies ligneuses et herbacées, correspondant aux données enregistrées sur le terrain. De même, il existe des formulaires pour les syntaxons et coenotaxons, issus des résultats de la typologie. La base Phytobase

offre la possibilité d'exporter des fiches individuelles ou des tableaux de relevés (synusiaux et phytocénotiques...) destinés aux analyses, et d'importer les résultats de la typologie des synusies et des phytocénoses.

2.1.3.3.1 La typologie des synusies : définition des syntaxons élémentaires (SyE)

Le principe consiste à subdiviser un lot de relevés synusiaux en ensembles homogènes à l'intérieur desquels les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres. Chaque ensemble homogène porte le nom de syntaxon élémentaire ou SyE. Il se définit par la présence d'espèces constantes (présentes dans plus de 60% des relevés de l'ensemble) et se distingue des autres SyE sur la base de plusieurs espèces différentielles.

Dans les analyses comme sur le terrain, chaque strate est traitée indépendamment des autres strates. On obtient donc des SyE arborescents, arbustifs et herbacés.

Les jeux de données correspondant aux trois strates, ont été traités par le logiciel MULVA-5, spécialement conçu pour traiter les relevés de végétation (Wildi & Orloci, 1996). Les différents modules de MULVA-5 peuvent être pilotés par des macro-commandes reliées entre elles qui permettent de standardiser et d'automatiser la procédure de traitement de l'ensemble des données (Fig.2. 3). Nous décrirons succinctement les différentes applications utilisées pour notre travail, pour plus de détails se référer à Wildi et Orloci (1996).

La première application (APPL01) a pour but de supprimer les relevés isolés (« *outliers* »), trop différents des autres relevés. Si un relevé présente un coefficient de similarité inférieur à un seuil donné (fixé généralement à 0.5), il est alors considéré comme site isolé et sera exclu du reste des analyses. De même les espèces, dont la fréquence est inférieure à 1%, sont considérées comme des espèces accidentelles et sont éliminées des analyses.

La deuxième application (APPL02) contient différentes analyses (ordinations et groupements) et permet d'exporter les résultats soit sous forme de dendrogramme (classification 1-4) soit sous forme de graphe (ordination). Les classifications possibles sont : i) une classification des relevés et des espèces (en présence-absence) basée sur une matrice de similarité (coefficient de Van der Maarel) et un groupement agglomératif hiérarchique à liens complets ; ii) une classification des relevés basée sur une matrice de similarité (distance euclidienne) des coordonnées de l'analyse en composantes principales (ACP) et un groupement par la méthode de Ward (Lance & Williams, 1967) ; iii) une classification des relevés basée sur une matrice de similarité (distance euclidienne) des coordonnées de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et un groupement par la méthode de Ward ; iv) la dernière classification (Wildi, 1989) effectue un groupement agglomératif sur les relevés en pondérant avec la racine carrée de l'indice d'abondance-dominance, en normant les vecteurs et en utilisant le produit croisé centré comme matrice de similarité. Les résultats des différentes classifications sont comparés les uns aux autres pour retenir les groupes les plus solides qui apparaissent chaque fois.

Toutefois, le choix définitif du nombre de relevés est laissé à l'appréciation du classificateur (Gillet, 2000) et de ses connaissances du terrain.

Deux autres modules de MULVA-5 sont ensuite utilisés pour mettre en forme les tableaux. Le premier (APPL03) est une analyse de concentration qui vise à comparer les groupes de relevés issus des différentes classifications et à fournir un tableau diagonalisé le plus contrasté (diagnostic par la valeur de contingence). Le deuxième module (APPL04) est utilisé pour réarranger les espèces et les relevés afin d'affiner et d'optimiser la classification finale et mettre en évidence les espèces discriminantes (différentielles).

Chaque groupe de relevés correspond à un syntaxon élémentaire (SyE). Les SyE peuvent appartenir à différents niveaux hiérarchiques (association, sous-association...). La démarche complète de la phytosociologie synusiale intégrée aurait conduit à identifier l'appartenance phytosociologique d'un SyE. Dans le cadre de cette étude, l'objectif final n'était pas d'aboutir à une typologie complète et exhaustive, les SyE ont été décrit par les deux espèces dominantes qui les constituent. Le nom des groupes synusiaux est précédé de la lettre caractérisant la strate concernée (exemple **H** *Rumex obtusifolius* - *Poa annua*).

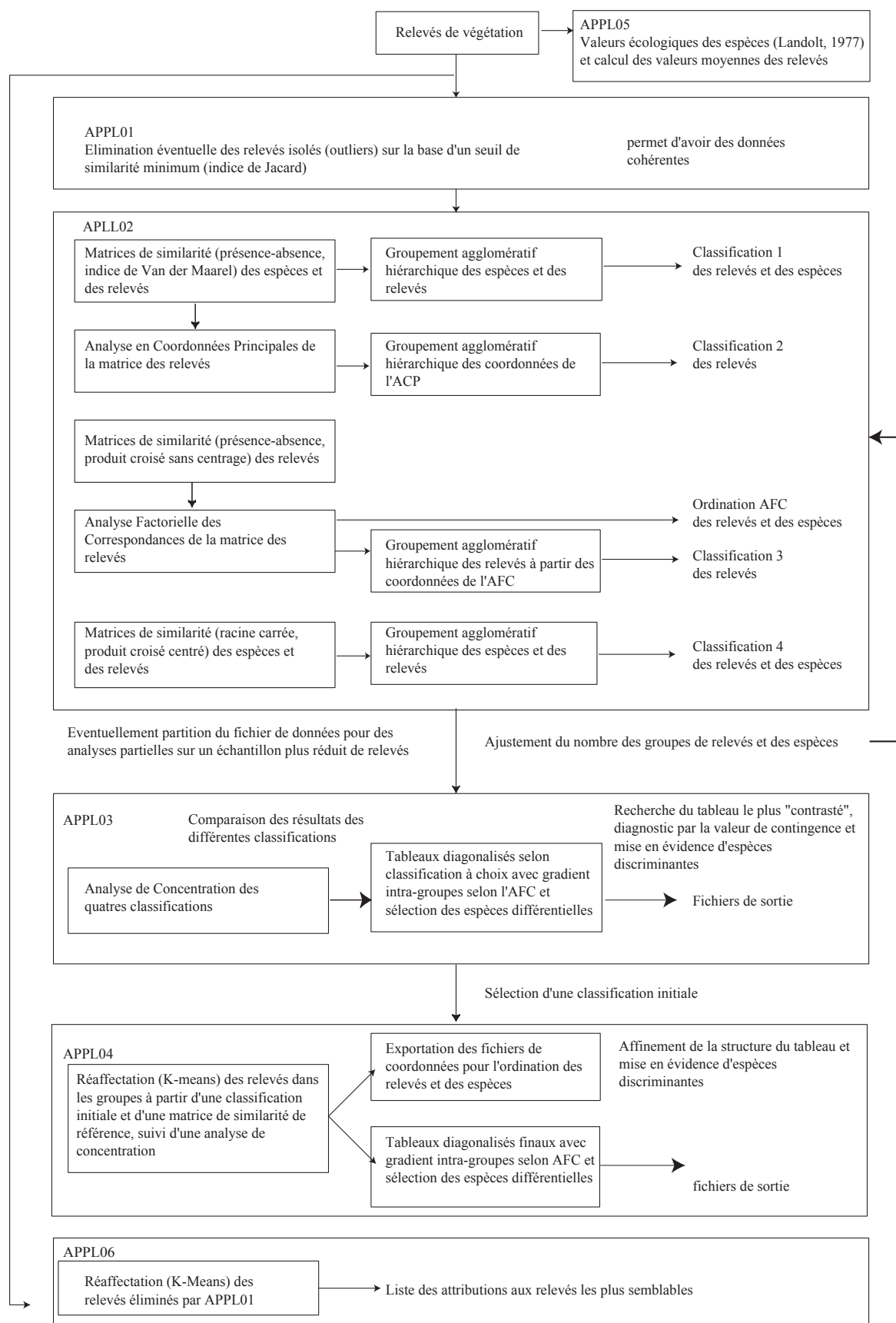


Fig.2. 3 : Organigramme des procédures utilisées (Buttler, non publié) pour le traitement des relevés floristiques avec le logiciel MULVA-5 (Wildi & Orloci, 1996).

2.1.3.3.2 Typologie des phytocénoses : définition des coenotaxons (CoeE)

La typologie des phytocénoses reprend les mêmes procédés que la typologie des synusies décrite dans le chapitre précédent. Les différents relevés peuvent être regroupés sur la base de leur composition en synusies. Chaque groupe constitue un coenotaxon élémentaire (CoeE). Le nom de chaque CoeE est donné en fonction de sa physionomie, son degré d'humidité ou de pastoralisme. Cette appellation ne suit pas les règles habituelles de la phytosociologie, néanmoins elle a le mérite de pouvoir être utilisée plus facilement sur le terrain par des personnes non initiées à la nomenclature phytosociologique. Elle donne une image aussi représentative que possible de la végétation en quelques mots.

2.1.4 Variables mesurées ou estimées

Chaque phytocénose est décrite par plusieurs groupes de variables.

2.1.4.1 *Variables édaphiques*

Pratiquement sur le terrain, la première mesure a concerné la profondeur du sol de la phytocénose. Puis, un échantillon moyen de sol (3 points de sondage) a été prélevé dans chaque phytocénose pour une profondeur de 5 à 10 cm (en dessous de l'horizon privilégié par les racines des herbacées). Les mesures de pH, perte au feu et le dosage de l'azote ont été réalisées au laboratoire de pédologie de Lausanne (Suisse).

2.1.4.1.1 Profondeur du sol

La profondeur du sol (cm) a été mesurée pour chaque station en effectuant systématiquement 10 points de mesure. Les résultats furent combinés pour obtenir une moyenne par site.

2.1.4.1.2 Pourcentage d'éléments grossiers

Le prélèvement de sol a été broyé et tamisé à 2 mm pour séparer la terre fine (TF) de la fraction grossière (GR). La relation $GR \cdot 100 / (TF + GR)$ détermine le pourcentage en éléments grossiers dans le prélèvement original du sol.

2.1.4.1.3 Mesure du pH

L'acidité libre (pH H₂O) et l'acidité d'échange (pH KCL) ont été dosées. Le pH H₂O s'effectue sur un échantillon de 10g de sol sec tamisé et placé pendant 1 heure dans 25 ml d'eau déminéralisée. Pour le pH KCL, le même protocole est appliqué en remplaçant l'eau par une solution de KCL à 1N.

2.1.4.1.4 Perte au feu

La perte au feu, exprimée en pourcentage, est la perte de poids d'un échantillon tamisé, après séchage à 105°C (P105) et calcination à 550°C (505), rapporté au poids du creuset (Ptare). La perte au feu renseigne sur la teneur en matière organique et se calcule par l'équation : $(P105 - P505) \times 100 / (P105 - Ptare)$.

2.1.4.1.5 Dosage en azote

L'azote organique du sol tamisé est minéralisé sous forme d'ammonium par un mélange de K_2SO_4/K_2SO_4 à haute température (370°C) et en présence d'un catalyseur (Se). NH_4^+ est dosé colorimétriquement par la méthode Kjeldahl.

2.1.4.1.6 Teneur en eau potentielle:

C'est la quantité totale d'eau retenue par un sol tamisé, mesurée par la différence de poids d'un échantillon après saturation en eau (4jours) suivi d'un ressuyage pendant 5min (Ph) et après dessiccation (4 jours) à 70°C (Ps). La relation $(Ph - Ps) \times 100 / Ph$ détermine la teneur en eau potentielle pour chaque échantillon.

2.1.4.2 *Variables géologiques et géomorphologiques*

Les descripteurs utilisés, pour chaque phytocénose, sont les suivants :

- géologie : chaque phytocénose a été reportée sur la carte géologique du BRGM N°1049 au 1/50 000° pour identifier la roche mère. Cette variable sera considérée comme une variable qualitative (variable binaire 0/1) dans les analyses multivariées.
- coordonnées géographiques reportées sur la carte topographique IGN N° 1346 ET au 1/25 000°.
- altitude selon la carte topographique IGN N° 1346 ET au 1/25 000°.
- exposition mesurée sur le terrain en 16 subdivisions (N, NNE, NE...) puis transformation de l'angle selon une échelle trigonométrique. Exemple pour une exposition NNE, sa valeur sur l'axe nord sera $\sin 67.5 = 0.92$ et la valeur pour l'échelle E sera $\cos 67.5 = 0.38$.
- pente : estimée visuellement sur le terrain (en pourcentage)

2.1.4.3 *Variables pastorales*

Pour chacune des phytocénoses, des variables pastorales ont été collectées en combinant les observations directes sur le terrain avec les commentaires des bergers. Le type de bétail (ovin, équin, bovin et porcin) est considéré comme variable binaire dans les analyses. Par ailleurs, les activités pastorales, le piétinement, le broutage et l'embousement, ont été estimées selon une échelle d'ordination de 0 à 3.

Le taux de piétinement est estimé par les codes suivants : (0) pas de piétinement, (1) traces de passage rapide du troupeau, moins de 5% des herbacées aplaties, (2) piétinement faible à important, de 5 à 50% de la strate herbacée écrasée, (3) piétinement très important, plus de 50% de la strate herbacée écrasée et présence de sol mis à nu (layons).

Le taux de broutage ou de raclage est défini par : (0) pas de pâturage, (1) prélèvement faible, moins de 5% des herbacées consommées, (2) prélèvement moyen à important, de 5 à 50% des espèces, (3) prélèvement très important, tapis herbacé ras avec présence de sol nu.

Le taux d'embouement : (0) pas de déjections, (1) fertilisation faible, moins de 5% de la surface, (2) fertilisation moyenne à importante, entre 5 et 50 % du sol fertilisé, (3) fertilisation très importante, plus de 50% du sol recouvert par les déjections.

Ces codes, octroyés lors du relevé de végétation, représentent une information ponctuelle et statique. Toutefois, les modalités d'utilisation de l'espace peuvent varier en fonction de l'organisation et du fonctionnement du système d'élevage, à savoir si le cheptel emprunte le même parcours journalier ou si il est libre d'occuper indifféremment l'espace pastoral. Cette dernière option pourrait impliquer que certains espaces sont sur-pâturés ou sous-pâturés, et la répartition de la charge pastorale peut varier dans le temps.

2.1.4.4 Variables types de végétation

Pour calibrer le signal pollinique, d'autres variables que celle précédemment citées, ont été intégrées dans les analyses statistiques. Pour savoir si la structure des données polliniques est influencée par celle des données floristiques, l'information apportée par la végétation a été traitée comme variable explicative. Les types de végétation (CoeE) définis par la méthode phytosynusiale intégrée ont été pris en compte pour contraindre le modèle corrélatif, comme variable qualitative (présence/absence). Cette approche permet de tester si des groupements floristiques peuvent prédire des assemblages polliniques.

2.1.5 Données polliniques

2.1.5.1 Les mousses comme capteurs de la pluie pollinique actuelle

L'approche comparative nécessite de collecter des spectres polliniques dans des espaces gérés de façon traditionnelle, nommés analogues actuels, pour les confronter avec les données polliniques fossiles. Généralement, les sédiments de surface des lacs sont utilisés comme analogue actuel, lorsque les données fossiles proviennent d'une carotte sédimentaire lacustre (Gaillard *et al.*, 1992). Pour l'interprétation de données polliniques issues d'un environnement tourbeux, les mousses sont utilisées comme le matériel moderne de comparaison. L'échantillon bryophytique est sensé restituer un spectre représentatif de la végétation actuelle environnante et être comparable aux spectres obtenus dans les

échantillons tourbeux (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1998, 1999b, Räsänen, 2001). Un analogue actuel est considéré comme fiable et robuste si il enregistre la déposition pollinique sur plusieurs années. Ainsi, le spectre pollinique reflète une « pluie pollinique moyenne », ce qui permet d'atténuer les différences de productions polliniques annuelles mises en évidence par plusieurs études (Hicks, 2001, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, Räsänen *et al.*, 2004). Si les mousses sont largement utilisées par les palynologues pour calibrer le signal pollinique des communautés végétales avoisinantes, tous ne s'accordent pas sur le nombre d'années contenu dans l'échantillon bryophytique.

2.1.5.1.1 Combien d'années sont contenues dans un spectre pollinique ?

De nombreuses études ont tenté de déterminer, de mesurer le nombre d'années contenu dans les mousses. Suivant les auteurs, les spectres polliniques reflètent entre 1 et 20 ans de déposition pollinique (Heim, 1970, Crowder & Cuddy, 1973, Bradshaw, 1981, Caseldine, 1981, Cundill, 1991, Mulder & Janssen, 1998, 1999, Räsänen *et al.*, 2004). Heim (1970), Crowder (1973) et Mulder et Janssen (1998, 1999) suggèrent que les mousses captent la « pluie pollinique moyenne » accumulée sur une dizaine d'années, ils font référence respectivement à une période de 10-20, 5-15 ans et 10 ans. Bradshaw (1981) évalue le temps de déposition pollinique à 5 ans, alors que Caseldine (1981) parle d'une période d'au moins 2 ans. Cundill (1991) émet le fait que les grains de pollen captés par la partie verte, la partie en croissance, représenteraient 12 mois et la mousse entière pourrait enregistrer au moins deux ans. Récemment, Räsänen (2004) a comparé l'influx pollinique (grains/cm²/an) entre un échantillon de mousse et une trappe pollinique (« *Tauber trap* »). L'auteur conclut que, pour une capacité de captage supposée équivalente entre les mousses et les trappes polliniques, les mousses représentent plus d'un an de pluie pollinique mais probablement moins de deux ans. A l'heure actuelle, il est encore impossible de statuer sur la période exacte contenue dans les mousses. Un autre matériel, comme la trappe pollinique, pourrait être une alternative à l'utilisation des mousses, néanmoins cette technique exige de récolter les données polliniques sur plusieurs années pour obtenir une moyenne comparable au spectre pollinique fossile. Ce qui en soit n'est guère envisageable dans le cadre d'une thèse, car un minimum de 3 ans de collecte serait nécessaire (Räsänen *et al.*, 2004).

Malgré les problèmes soulevés par l'utilisation des mousses comme analogue actuel, ce matériel reste, à l'heure actuelle, le plus utilisé pour les études visant à corrélérer la végétation et la pluie pollinique. Ce matériel constitue le moyen le plus facile et le plus rapide pour mener de telles études, il est cependant primordial de garder en mémoire les limites et les remarques précédentes, sur le nombre d'années contenu dans les mousses, pour l'interprétation des résultats.

2.1.5.1.2 Prélèvement des mousses dans la phytocénose

Pour s'affranchir de la variation pollinique liée au type et au nombre de mousses, plusieurs échantillons de mousses ont été prélevés par milieu étudié : la phytocénose (Berglund *et al.*, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, 1994). Sur chaque site, 10 coussinets de mousses ont été récoltés aléatoirement dans la partie centrale de la station d'étude et mélangés en un seul échantillon composite représentatif de la phytocénose. Ces échantillons ont été collectés à la fin de la période de floraison (Cundill, 1991), ce qui permet de minimiser la variation pollinique annuelle.

Dans la mesure du possible, les mousses présentant un mode de croissance en coussinet ont été privilégiées. Ce mode de croissance semble mieux capter, retenir les grains de pollen et prévenir de la percolation par rapport au type de mousses en touffe lâche, comme pour *Polytrichum* (Boyd, 1986).

Pour la plupart des types de mousses collectées, la mousse entière a été prélevée en prenant soin d'éliminer les particules terreuses ainsi que les rhizoïdes. Plusieurs auteurs (Crowder & Cuddy, 1973, Caseldine, 1981, Cundill, 1991) ont démontré que prélever la mousse entière constituait le seul moyen pour tenter de collecter plusieurs années de pluie pollinique. Dans les milieux humides, la partie haute (4 cm) des mousses appartenant au genre *Sphagnum* a été récoltée.

2.1.5.1.3 Extraction, détermination et comptage pollinique

Après broyage, les mousses sont traitées en laboratoire suivant le protocole d'extraction standard de Faegri et Iversen (1989). Le traitement par la soude (NaOH 10%, 45 min à chaud) permet de détruire la matière organique. Puis l'acide fluorhydrique (HF 40%,) élimine les particules siliceuses et le chlorure de zinc (ZnCl₂) élimine le reste des particules argileuses. Après filtration, les résidus subissent ensuite une acétolyse (mélange de 1/10 de H₂SO₄ et 9/10 d'anhydride acétique, 8 min à chaud) pour regonfler les pollens. Les culots ont été conservés dans de la glycérine.

La détermination et le comptage du matériel sporopollinique ont été réalisés sous microscope optique. Il est difficile de pousser l'analyse jusqu'à l'espèce végétale, rang taxonomique le plus élevé. La plupart du temps cette analyse conduit à l'identification de familles et parfois de genres. Ceci implique que, parfois, plusieurs espèces d'écologie variable soient regroupées dans une même famille, ou un même genre : on parle alors de taxon pollinique. La détermination pollinique s'est appuyée sur plusieurs clés de détermination et/ou atlas photographique (Faegri & Iversen, 1989, Moore *et al.*, 1991, Reille, 1992-98). Une moyenne de 400 grains de pollen terrestre (hors Cyperacées) a été dénombrée par échantillon incluant 111 spores et taxons polliniques. Les analyses palynologiques ont été réalisées par Didier Galop (Annexe I).

2.1.5.2 *Les données polliniques fossiles : la tourbière de Sourzay*

Plusieurs disciplines travaillent en étroite relation (botanique, palynologie, microfossiles non-polliniques, archéologie pastorale et histoire) pour reconstituer dans la longue durée les dynamiques d'anthropisation en montagne basque ¹².

Dans un premier temps, l'étude intégrée associant une démarche paléoenvironnementale à des investigations archéologiques et historiques, s'est centrée sur le site de Sourzay (Photo 2. 3).



Photo 2. 3 : Photographie de la zone atelier de Sourzay, avec en premier plan la tourbière et le point de sondage indiqué par la flèche (Galop, 2003)

Sur la séquence tourbeuse de 57 cm de profondeur, sondée en 2001, les échantillons fossiles ont été prélevés tout les 2 cm. Six datations AMS (Tableau 2. 2) ont permis d'établir une chronologie qui recouvre les deux derniers millénaires.

L'extraction du matériel sporopollinique suit la même procédure que celui des mousses, avec une étape préliminaire pour détruire les fluorures (HCL 10%). Le comptage pollinique a été mené par Didier Galop (2003).

Afin de comparer les échantillons modernes et fossiles, il était nécessaire d'harmoniser les deux jeux de données (Gaillard *et al*, 1994 ; Hjelle, 1999) par l'identification au même rang taxonomique et l'exclusion des taxons « exogènes », des spores et des taxons aquatiques (voir § 2.1.6.2.1).

¹ Projet Collectif de Recherche 2000-2003 « Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne basque », coordinateur Didier Galop, SRA Aquitaine, Ministère de la Culture

² Projet ATIP du CNRS 2001-2004 « Paléoenvironnement et archéologie pastorale : propositions méthodologiques pour une nouvelle approche intégrée des modalités de l'anthropisation en montagne pyrénéenne du néolithique à l'actuel » coordinateurs Didier Galop et Christine Rendu, LCE-UMR 6565

Site	Profondeur (cm)	date C14	Cal BP (2 sig)	Date utilisée	Code laboratoire	Matériel
Sourzay	11-13	moderne	—	—	Vera-2552	tourbe
Sourzay	18,5-19,5	180 ± 30 BP	BP -2-33 (19.8%), 74-78 (0.5%), 81-99 (2.3%), 106-113 (0.9%), 136-224 (55.9%), 255-297 (20.7%)	180 cal BP	Poz- 13477	tourbe
Sourzay	27	300 ± 30 BP	BP 296-339 (27.3%), 347-461 (72.7%)	387 cal BP	Poz-6340	tourbe
Sourzay	31-32	400 ± 35 BP	BP 319-381 (24.6%), 386-392 (1.1%), 426-515 (74.4%)	467 cal BP	Vera-2553	tourbe
Sourzay	39	755 ± 30 BP	BP 666-729 (100%)	689 cal BP	Poz-13478	tourbe
Sourzay	54-56	1980 ± 40 BP	BP 1826-1851 (3.5%), 1859-2004 (95.5%), 2027-2036 (1.0%)	1931 cal BP	Beta-167161	tourbe

Tableau 2. 2 : Récapitulatif des datations radiocarbone sur l'enregistrement de Sourzay, calibration avec le logiciel Calib Rev 5.0.1 (Stuiver M. *et al.*, 2005).

2.1.6 Analyse des données

L'analyse des données se divise en trois volets :

Volet 1 : Confrontation des données polliniques et floristiques à l'échelle locale, par la méthode des indices de Davis (chapitre 3). Les objectifs sont :

- d'estimer la représentation pollinique des taxons polliniques enregistrés dans les mousses.
- d'en déduire les types polliniques indiquant une présence locale des plantes correspondantes.

Volet 2 : Étude des relations pluies polliniques actuelles/végétation actuelle/variables environnementales et anthropiques par le biais d'analyses multivariées (chapitres 3 et 4). Ce modèle doit servir à :

- tester l'influence des paramètres environnementaux et anthropiques sur la variabilité des assemblages polliniques

- déceler quels sont les taxons polliniques directement reliés aux activités pastorales actuelles.

Volet 3 : Application de ces relations à l'interprétation des données polliniques fossiles et confrontation avec les informations complémentaires apportées par les autres disciplines (chapitre 4).

2.1.6.1 *Représentation des taxons polliniques – indices de représentation*

Afin d'établir la relation entre les pluies polliniques et la végétation, toutes les espèces floristiques, inventoriées dans les relevés, ont été regroupées au même rang taxonomique que les grains de pollen (

Tableau 2. 3). Les taxons présents seulement dans la végétation et absents des spectres polliniques ont été éliminés des données floristiques avant de procéder aux calculs des indices de représentation (Tableau 2. 4). De même, les taxons polliniques absents des relevés de végétation n'ont pas été pris en compte (Tableau 2. 5).

Les indices de Davis (1984) sont calculés sur des données floristiques et polliniques exprimées en mode binaire (presence/absence : 0/1). Ces indices peuvent être calculé seulement pour les taxons dont la présence simultanée du taxon pollinique et de la/les plante(s) correspondante(s) est observée au moins une fois sur l'ensemble des phytocénose (

Tableau 2. 3). Ainsi, les indices d'association (A), de sous-représentation (O) et de sur-représentation (U) ont été calculés pour 32 taxons.

La technique de l'ACP (Analyse en Composantes Principales) permet ensuite de représenter la variabilité de la matrice des taxons décrits par ces variables selon les axes principaux dans un espace réduit, les premiers axes absorbant le plus de variance. On considère, en effet, que les taxons répondent de manière linéaire aux indices de Davis. Afin de pouvoir interpréter la position des taxons (objets) par rapport aux indices calculés (descripteurs quantitatifs), les calculs de l'ordination sans contrainte s'appuient sur une matrice de covariance avec des vecteurs propres normés à la racine carrée de leur valeur propre. Ici, les indices, utilisés comme variables dans les traitements numériques, vont permettre d'ordonner les taxons selon leur représentation dans la pluie pollinique et la végétation. L'analyse a été effectuée à l'aide du logiciel CANOCO 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998).

Parallèlement, les taxons polliniques ont été regroupés sur la base d'une mesure de ressemblance entre les objets en prenant en compte un coefficient de distance euclidienne. La technique consiste à mesurer la parenté entre toutes les paires d'objets et de se servir de ces mesures pour délimiter des sous-ensembles d'objets. Les résultats sont représentés sous la forme d'un dendrogramme de groupement agglomératif hiérarchique à liens pour une connexité (proportion de liens) de 0.7. Les calculs ont été effectués à l'aide du progiciel R 4.0 (Casgrain & Legendre, 2001). Les groupes issus du calcul ont été reportés sur le diagramme de l'analyse en composantes principales.

Taxon pollinique	Plantes correspondantes inventoriées dans les phytocénoses	présence simultanée (0/1)
Abies	<i>Abies alba</i>	1
Anagallis	<i>Anagallis tenella</i>	0
Apiaceae	<i>Carum carvi</i> , <i>Carum verticillatum</i>	1
Brassicaceae	<i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Cardamine flexuosa</i> , <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Sisymbrium officinale</i>	1
Calluna	<i>Calluna vulgaris</i>	1
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia hederacea</i>	1
Caryophyllaceae	<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>Fontanum</i> , <i>Sagina saginoides</i> (pyrenaica)	1
Centaurea jacea/niga	<i>Centaurea jacea</i>	0
Cirsium type	<i>Cirsium acaule</i> ssp. <i>Acaule</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Cirsium eriophorum</i> , <i>Cirsium palustre</i> , <i>Cirsium</i>	1
Comp. SF Asteroideae	<i>Achillea millefolium</i> ssp. <i>Millefolium</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Serratula tinctoria</i> ssp. <i>Tinctoria</i>	1
Comp. SF Cichoroideae	<i>Hieracium pilosella</i> ssp. <i>Pilosella</i> , <i>Hypochoeris radicata</i> , <i>Leontodon duboisii</i> , <i>Leontodon hispidus</i> ssp. <i>Hispidus</i> , <i>Taraxacum officinale</i>	1
Cyperaceae	<i>Carex caryophyllaea</i> , <i>Carex demissa</i> , <i>Carex distans</i> , <i>Carex echinata</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Carex flava</i> , <i>Carex laevigata</i> , <i>Carex lepidocarpa</i> , <i>Carex panicea</i> , <i>Carex pilulifera</i> ssp. <i>Pilulifera</i> , <i>Eriophorum angustifolium</i>	1
Daboecia type	<i>Daboecia cantabrica</i>	0
Dryopteris	<i>Dryopteris borreri</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Blechnum spicant</i>	0
Erica tetralix type	<i>Erica tetralix</i>	1
Ericaceae	<i>Erica cinerea</i> , <i>Erica vagans</i>	1
Fabaceae	<i>Melilotus alba</i>	0
Fagus	<i>Fagus sylvatica</i>	1
Galium type	<i>Cruciata laevipes</i> , <i>Galium anisophyllum</i> , <i>Galium saxatile</i>	1
Ilex	<i>Ilex aquifolium</i>	0
Joncaceae	<i>Juncus acutiflorus</i> , <i>Juncus bulbosus</i> , <i>Juncus effusus</i> , <i>Juncus squarrosus</i> , <i>Juncus trifidus</i> ssp. <i>Trifidus</i> , <i>Luzula campestris</i> , <i>Luzula multiflora</i> , <i>Luzula sylvatica</i>	0
Labiatae	<i>Ajuga reptans</i> , <i>Prunella vulgaris</i>	0
Liliaceae	<i>Colchicum autumnale</i> , <i>Narcissus poeticus</i> ssp. <i>poeticus</i> , <i>Scilla verna</i>	1
Lotus type	<i>Lotus corniculatus</i> , <i>Lotus uliginosus</i>	0
Lysimachia nemorum	<i>Lysimachia nemorum</i>	0
Malvaceae	<i>Malva neglecta</i>	0
Onagraceae	<i>Epilobium palustre</i>	0
Parnassia type	<i>Parnassia palustris</i>	0
Plantago lanceolata	<i>Plantago lanceolata</i>	1
Plantago major/media	<i>Plantago major</i> ssp. <i>Major</i> , <i>Plantago media</i>	0
Poaceae	<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Agrostis curtisii</i> , <i>Agrostis rupestris</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Avenula marginata</i> ssp. <i>sulcata</i> , <i>Avenula pubescens</i> ssp. <i>pubescens</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i> ssp. <i>sylvaticum</i> , <i>Briza media</i> ssp. <i>media</i> , <i>Bromus hordeaceus</i> ssp. <i>hordeaceus</i> , <i>Cynosurus cristatus</i> , <i>Dactylis glomerata</i> ssp. <i>glomerata</i> , <i>Danthonia decumbens</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Festuca rubra</i> ssp. <i>rubra</i> , <i>Glyceria fluitans</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Molinia caerulea</i> ssp. <i>caerulea</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Poa trivialis</i> ssp. <i>trivialis</i>	1
Polygala	<i>Polygala serpyllifolia</i> , <i>Polygala vulgaris</i>	1
Potentilla type	<i>Potentilla erecta</i>	1
Pteridium	<i>Pteridium aquilinum</i>	1
Quercus tot.	<i>Quercus pyrenaica</i>	1
Ranunculaceae	<i>Anemone nemorosa</i> , <i>Caltha palustris</i> , <i>Ranunculus acris</i> ssp. <i>Acris</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> ssp. <i>Bulbosus</i> , <i>Ranunculus repens</i>	1
Rosaceae	<i>Rubus caesius</i>	1
Rumex	<i>Rumex acetosella</i>	1
Rumex obtusifolius	<i>Rumex obtusifolius</i> ssp. <i>obtusifolius</i>	1
Saxifragaceae	<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	0
Scrophulariaceae	<i>Digitalis purpurea</i> , <i>Lathraea clandestina</i> , <i>Pedicularis sylvatica</i> ssp. <i>Sylvatica</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> ssp. <i>Chamaedrys</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i> ssp. <i>Humifusa</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i> ssp. <i>serpyllifolia</i>	1
Sedum	<i>Sedum anglicum</i>	0
Sorbus	<i>Sorbus aucuparia</i> ssp. <i>aucuparia</i>	1
Stellaria type	<i>Stellaria graminea</i> , <i>Stellaria media</i> ssp. <i>Media</i>	1
Trifolium	<i>Trifolium repens</i>	1
Ulex type	<i>Ulex europaeus</i>	1
Urtica dioica	<i>Urtica dioica</i>	1
Vaccinium/Rhododendro	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>Uliginosum</i>	1
Verbenaceae	<i>Verbena officinalis</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Viola riviniana</i>	0
Violaceae	<i>Viola palustris</i> ssp. <i>palustris</i>	0

Tableau 2. 3 : Tableau de correspondance entre les taxons polliniques et les plantes inventoriées sur les phytocénoses, indication de la présence simultanée des deux entités sur au moins une phytocénose. Les taxons pour lesquels les indices de Davis ont été calculés sont indiqués en gras.

Plantes inventoriées dans les phytocénoses	Fréquence relative
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	1
<i>Daboecia cantabrica</i>	16
<i>Drosera rotundifolia</i>	3
<i>Epilobium palustre</i>	1
<i>Globularia nudicaulis</i>	1
<i>Juncus acutiflorus</i> , <i>Juncus bulbosus</i> , <i>Juncus effusus</i> , <i>Juncus squarrosus</i> , <i>Juncus trifidus</i> <i>ssp. trifidus</i> , <i>Luzula campestris</i> , <i>Luzula multiflora</i> , <i>Luzula sylvatica</i>	44
<i>Lysimachia nemorum</i>	1
<i>Malva neglecta</i>	2
<i>Narthecium ossifragum</i>	5
<i>Oxalis acetosella</i>	7
<i>Pinguicula vulgaris</i>	3
<i>Sedum anglicum</i>	13
<i>Verbena officinalis</i>	1
<i>Viola palustris ssp. palustris</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Viola riviniana</i>	10

Tableau 2. 4 : Liste des plantes (ou groupes de plantes appartenant au même rang taxonomique) présentes dans les phytocénoses mais absentes des assemblages polliniques. Les numéros indiquent leur fréquence relative dans les phytocénoses.

Taxon pollinique	Fréquence relative	Taxon pollinique	Fréquence relative
<i>Pinus</i>	71	<i>Helianthemum</i>	6
<i>Alnus</i>	70	<i>Secale</i>	6
<i>Corylus</i>	70	<i>Alisma</i>	5
<i>Olea</i>	69	<i>Asphodelus</i>	5
<i>Betula</i>	68	<i>Thalictrum</i>	5
Chenopodiaceae	65	<i>Plantago coronopus</i> type.	4
<i>Fraxinus</i>	58	<i>Centaurea</i>	3
<i>Cerealia</i> indif.	53	<i>Hedera</i>	3
<i>Buxus</i>	49	<i>Helleborus</i>	3
<i>Artemisia</i>	46	<i>Ligustrum</i>	3
<i>Salix</i>	43	<i>Melampyrum</i>	3
<i>Quercus ilex</i>	42	<i>Polygonum</i>	3
<i>Juglans</i>	35	<i>Polystichum</i>	3
Rubiaceae	32	<i>Populus</i>	3
<i>Rumex</i>	26	<i>Taxus</i>	3
<i>Carpinus</i>	25	<i>Viburnum</i>	3
<i>Juniperus</i>	22	Dipsacaceae	2
<i>Ulmus</i>	18	<i>Ephedra</i>	2
<i>Tilia</i>	14	<i>Filipendula</i>	2
<i>Myrthus</i>	13	<i>Pistacia</i>	2
type <i>Zea</i>	13	<i>Valeriana</i>	2
<i>Vitis</i>	13	<i>Viscum</i>	2
<i>Picea</i>	12	<i>Alchemilla</i>	1
<i>Acer</i>	9	Boraginaceae	1
<i>Echium</i>	8	<i>Centaurea cyanus</i>	1
<i>Rhamnus</i>	8	<i>Crataegus</i> type	1
<i>Ambrosia</i> type	7	<i>Frangula alnus</i>	1
<i>Phillyrea</i>	7	<i>Gentiana</i>	1
<i>Sanguisorba minor</i>	7	<i>Geranium</i>	1

Tableau 2. 5 : Taxons polliniques dont les plantes respectives n'ont pas été inventoriées dans la végétation. Les taxons sont ordonnés de façon décroissante suivant leur fréquence relative sur la base des 71 spectres polliniques.

2.1.6.2 Relation pluie pollinique actuelle/végétation/paramètres environnementaux

2.1.6.2.1 Constitution de la matrice de calcul

L'utilisation des données polliniques issues de mousses, est recommandée uniquement lorsque les données sont exprimées en valeur relative, en pourcentage (Cundill, 1991, Räsänen *et al.*, 2004). Ce qui implique de définir correctement les taxons polliniques qui seront inclus dans la somme pollinique totale.

La plupart du temps, les spores, les taxons aquatiques et les Cyperacées sont exclus de la somme pollinique. Du fait de leur abondance dans la végétation locale des sites humides, ces taxons sont susceptibles de masquer la représentation pollinique des autres taxons non hygrophiles. De plus, l'objectif de notre étude était d'établir la relation pollen/végétation pour une échelle locale, seuls les taxons polliniques issus de la flore locale potentielle (flore des estives de moyenne altitude) ont retenus notre attention.

Comme il était impossible de réaliser une cartographie floristique de l'ensemble du bassin versant de Sourzay et de la chênaie du col d'Asqueta, certaines plantes potentiellement présentes sur ces zones n'ont pas été inventoriées dans les relevés (*Pinus*, *Sanguisorba minor*, *Chenopodiaceae*...). Il apparaît donc judicieux d'intégrer ces taxons dans la matrice de données pollinique actuelles, en effet on ne peut affirmer objectivement l'absence actuelle de ces taxons sur la zone d'étude et encore moins en ce qui concerne les périodes passées.

Taxons polliniques actuels éliminés	
Taxons exogènes	Taxons hygrophiles + spores
<i>Carpinus</i>	<i>Alisma</i>
<i>Castanea</i>	Cyperaceae
<i>Cerealia</i> indif.	Filicales monoletes
<i>Ephedra</i>	<i>Polypodium</i>
<i>Juglans</i>	<i>Potamogeton</i>
<i>Olea</i>	<i>Pteridium</i>
<i>Phillyrea</i>	<i>Selaginella selaginoides</i>
<i>Picea</i>	<i>Sparganium-Typha</i>
<i>Pistacia</i>	<i>Sphagnum</i>
<i>Populus</i>	<i>Typha latifolia</i>
<i>Quercus ilex</i>	Undeterminable
<i>Secale</i>	Undetermined
type <i>Zea</i>	
<i>Vitis</i>	

Tableau 2. 6 : Taxons exogènes, taxons hygrophiles et spores éliminés de la somme pollinique totale pour les calculs des analyses multivariées

Ainsi, la nouvelle matrice de calcul sera constituée par les taxons polliniques issus de la flore locale potentielle. Les taxons « exogènes » provenant d'une flore lointaine ainsi que les spores et les taxons hygrophiles, sont éliminés de la ΣP pour les calculs de pourcentage. L'occurrence des taxons exogènes dans les assemblages polliniques est assimilable à un bruit de fond pollinique. Parmi ces taxons, on retrouve le type *Olea* dont la plante émettrice se retrouve dans les plaines cultivées d'Espagne. Certains taxons, comme *Castanea*, *Juglans*, *Cerealia*-type, proviennent des zones de plus basse altitude. Au final après exclusion des taxons listés ci-dessous (Tableau 2. 6), la matrice de calcul comporte 71 spectres polliniques décrits par 85 taxons polliniques.

2.1.6.2.2 Recherche des meilleurs variables explicatives

L'étude de la relation pluie pollinique actuelle/végétation actuelle/variables explicatives a été entreprise par le biais d'analyses statistiques via le logiciel CANOCO 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998). Des tests préliminaires (« *Detrended Canonical Correspondance Analysis* ») ont révélé que la relation entre les taxons polliniques et les variables était linéaire. La DCCA calcule la longueur du gradient des variations dans les assemblages polliniques en unités SD (« *standard deviations units of species turnover* »). Etant donné que la longueur du gradient était de 1.3 SD, l'application des modèles linéaires, comme l'analyse de redondance (RDA), s'avère appropriée (Ter Braak & Prentice, 1988, Ter Braak & Smilauer, 1998, Leps & Smilauer, 2003).

Cette méthode correspond à une analyse en composantes principales (ACP) mais avec l'intervention directe des variables explicatives. Cette analyse directe permet de mesurer les effets d'un ensemble de variables sur la structure des données polliniques, d'identifier les variables les plus pertinentes et de calibrer le signal pollinique en fonction de ces variables. Pour savoir si cette structure est influencée par celle des données floristiques, ou si on peut sur la base des assemblages polliniques distinguer des communautés végétales, la typologie de la végétation (CoeE) a été traitée comme variable explicative au même titre que les autres variables pastorales et environnementales.

Une sélection des meilleures variables (« *forward selection* ») a permis de restreindre le jeu des variables en sélectionnant une à une les variables en fonction de leur pouvoir explicatif. Chacune des variables sélectionnées présente une relation espèce-variable significative ($P\text{value} \leq 0.05$), en se basant sur les tests de permutation de Monte Carlo (999 permutations aléatoires).

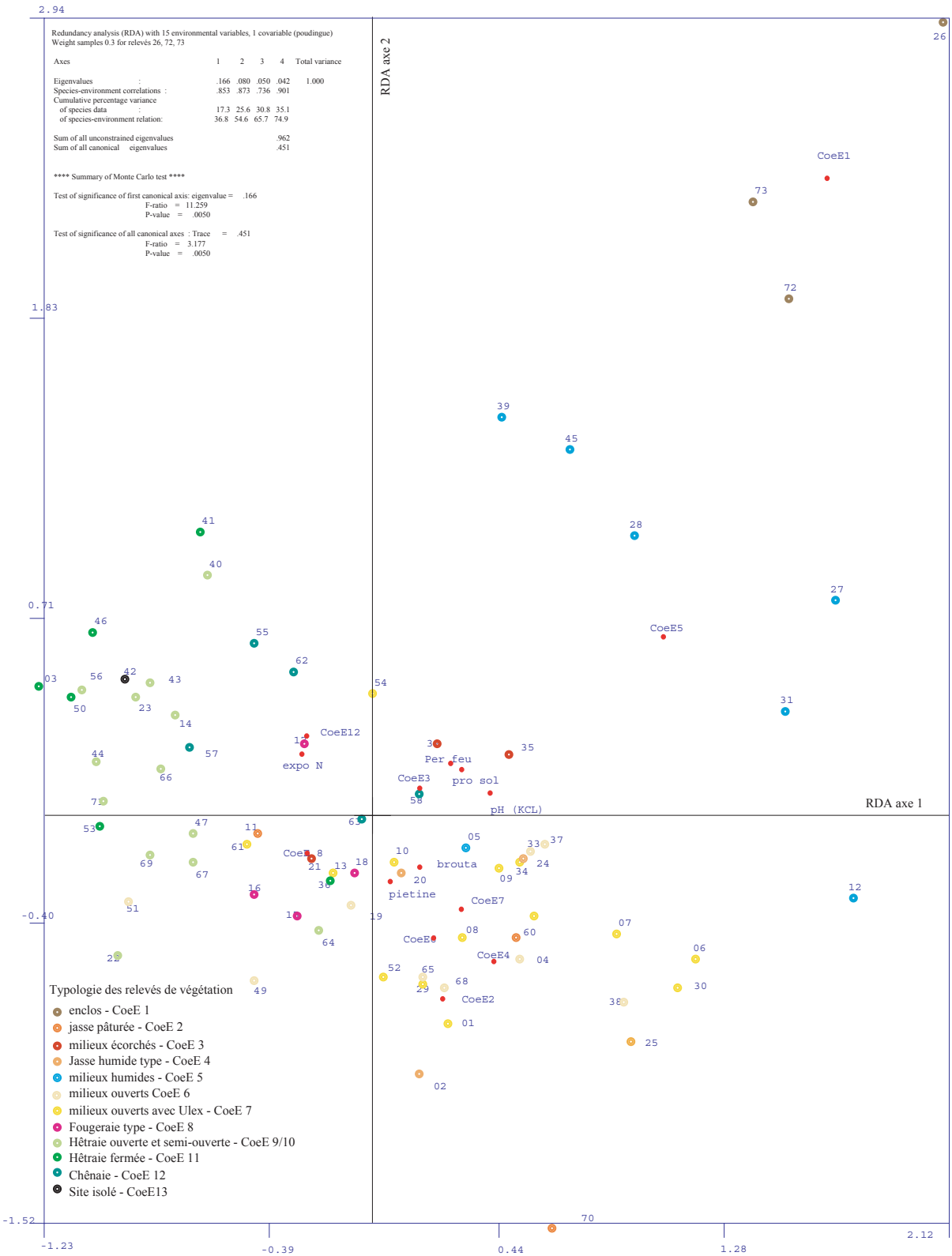


Fig.2. 4 : Analyse de redondance des spectres polliniques de surface. Calculs effectués à partir de la matrice 71 sites x 85 taxons et 71 sites x 37 variables explicatives. Forward selection de 15 variables et une covariable poudingue. Pondération 0.3 des échantillons 26, 72, 73. Représentation du plan des axes 1 et 2 des spectres polliniques actuels et des variables explicatives

Parmi les variables retenues par la « *forward selection* », la variable type géologique (poudingue) expliquait une partie de la variance. L'effet du type poudingue sur la composition pollinique des spectres de surface n'était pas directement informatif pour notre étude. Ainsi, une analyse de redondance partielle a été conduite en éliminant l'effet de cette variable, soit en la considérant comme covariable (Leps & Smilauer, 2003). La part de variation expliquée par cette seule variable est alors isolée et il est possible de travailler sur les résidus. La part de la variation restante est étudiée dans une nouvelle RDA en intégrant les variables « intéressantes » et significatives.

Une première analyse (Fig.2. 4) a permis de mettre en évidence un groupe de relevés isolés, issus des milieux humides (type de végétation CoeE 5) et des enclos (type de végétation CoeE 1). Ces relevés sont caractérisés par un assemblage pollinique qui diffèrait conséquemment des autres relevés modernes (forte contribution du taxon *Urtica dioica*, 50-90% des spectres du type CoeE 1 _ Annexe I). De plus, la projection passive des spectres polliniques fossiles dans le modèle corrélatif montre qu'aucun des spectres issus de la tourbière de Sourzay ne s'apparentent aux relevés de type CoeE 1 et CoeE 5.

Par conséquent, 10 spectres et 2 variables de végétation (CoeE 1 et CoeE 5) ont été éliminés des analyses suivantes. Les différents choix opérés pendant les calculs (transformation des données, type de corrélation) sont décrits dans le chapitre 3.

2.1.6.2.3 Recherche des marqueurs du pastoralisme

Sur les 37 variables intégrées dans les analyses, seules 13 ont été retenues comme significatives (999 permutations, test de Monte Carlo). Parmi celles-ci, les communautés végétales constituent le groupe de variable le plus pertinent pour expliquer la structure des données polliniques. Les trois premiers axes canoniques sont significativement (999 permutations, Pvalue < 0.001) et respectivement corrélés au CoeE N°7 (lande en voie de recolonisation), CoeE N°12 (chênaie semi-ouverte) et CoeE N°2 (jace pâturée, reposoir à troupeaux). Ces types de végétation traduisent directement et respectivement un degré d'ouverture, un gradient trophique et un gradient de pression pastorale. D'autres analyses plus poussées, RDA individuelle sur les communautés végétales CoeE N°7 (ouverture du milieu), N°12 (richesse nutritive du sol), et N°2 (charge pastorale intense) ont permis d'identifier les marqueurs polliniques de ces milieux. Pour se faire, une RDA intégrant une seule variable donne sur le premier et le seul axe canonique le poids des taxons par rapport à cette variable.

Les scores de chaque taxon par rapport aux 3 coenotaxons ont été traités comme descripteurs dans une ordination sans contrainte, l'analyse en composante principale. Le principal objectif repose sur l'identification d'un ensemble de marqueurs polliniques locaux du pastoralisme et permet de

distinguer les marqueurs polliniques régionaux des activités humaines (pour plus de détails, se reporter au chapitre 3).

2.1.6.3 *Transfert spectres actuels-fossiles*

Pour interpréter le signal pollinique des échantillons fossiles sur la base des échantillons modernes, il est nécessaire d'évaluer l'analogie entre ces deux entités. Pour se faire, deux méthodes ont été envisagées.

2.1.6.3.1 Projection passive des spectres fossiles dans le modèle statistique

Le modèle corrélatif (analyse de redondance) a permis de tester la transposition analogues actuels et spectres polliniques fossiles. Dans le modèle actuel, les assemblages fossiles de Sourzay ont été injectés passivement dans l'analyse (Ter Braak & Prentice, 1988). Ce choix implique que les échantillons fossiles ne sont pas pris en compte dans les calculs statistiques. Leur position/proximité par rapport aux spectres actuels, aux axes canoniques et variables explicatives du modèle, apportent des éléments de réponse sur l'environnement passé.

Il aurait été intéressant de mener un test d'adéquation (« *goodness of fit* ») afin d'évaluer à quel point le modèle utilisé est apte à inférer la variable environnementale en question pour chaque niveau fossile. Le programme CANOCO 4.0 offre la possibilité de calculer la longueur résiduelle carrée (« *squared residual lenght*») des échantillons fossiles par rapport aux axes canoniques. Cette option dans le logiciel n'est pas accessible lorsqu'une covariable est intégrée dans les calculs, comme c'est notre cas.

Overpeck (1985), décrit les limites de l'utilisation des analyses multivariées pour comparer spectres actuels et fossiles. Il exprime le fait que la transposition n'est pas une mesure directe du degré d'analogie entre les entités. De plus une analyse multivariée fait appel à plusieurs dimensions exprimées par les axes canoniques, un spectre fossile peut ressembler à un spectre actuel sur les premiers axes et se distinguer de celui-ci sur d'autres, ce qui implique d'être très vigilant. Une mesure directe de la similarité est vivement conseillée.

2.1.6.3.2 La méthode des meilleurs analogues

Le principe de cette méthode de reconstitution est d'identifier pour chaque assemblage pollinique fossile, plusieurs analogues actuels similaires sur la base d'un indice de distance approprié. Elle est basée sur la technique des analogues actuels (« *Modern Analogue Technique* » - MAT) développée par Overpeck (1985) puis reprise et améliorée par la communauté des paléoclimatologues pour les reconstitutions climatiques en recherchant les meilleurs analogues (Guiot, 1990). Dans ce cas, la reconstitution peut être appliquée sur des données polliniques (Guiot & Goeury, 1996, Cheddadi *et*

al., 1998, Peyron *et al.*, 2005) ou pour des dinoflagellés (Peyron & de Vernal, 2001), à partir du moment où les échantillons modernes sont décrits par un jeu de variables climatiques quantitatives. Dans certaines études, des données botaniques quantitatives ont été obtenues et utilisés pour reconstruire la végétation, ces études prennent en compte le diamètre des arbres (« *basal area* ») et la distance de l'arbre par rapport au point de prélèvement pollinique moderne (Lytle & Wahl, 2005).

Dans notre cas, nous ne disposons pas de paramètres climatiques, nos échantillons appartiennent tous au même biome. Ainsi, l'utilisation de cette méthode se limitera à la recherche des meilleurs analogues et ne poussera pas, pour le moment, à fournir une estimation d'une variable quantitative pour un assemblage fossile.

La recherche d'analogues est réalisée à partir d'une distance euclidienne basée sur la racine carrée des pourcentages polliniques, appelée distance carrée de la corde (SCD). Ce coefficient de dissimilarité donne plus de poids statistique aux espèces sub-dominantes et amoindrit le poids des espèces dominantes (Overpeck *et al.*, 1985). Elle est donc à préférer pour des données d'abondance comme c'est le cas avec les taxons polliniques.

Pour calculer l'indice de dissimilarité entre un spectre actuel et un spectre fossile, la relation suivante est utilisée :

$$d^2_{ik} = \sum_{j=1}^m (\sqrt{f_{ij}} - \sqrt{f_{kj}})^2$$

Où f_{ij} et f_{kj} sont les fréquences relatives du taxon pollinique j (parmi $m = 44$ taxons, les taxons éliminés présentaient un pourcentage systématiquement inférieur à 0.5% sur l'ensemble des spectres actuels) dans le spectre pollinique actuel i et le spectre fossile k.

Ce calcul permet d'identifier les meilleurs analogues, dont la valeur seuil a été fixée à 20, en effectuant des tests de Monte-Carlo sur notre matrice de données (Guiot, 1990). Les bons analogues sont ceux qui présentent une distance inférieure ou égale à 20. Par ailleurs, il est possible d'obtenir, pour le groupe des meilleurs analogues sélectionnés, la distance pour l'échantillon le plus proche (D_{\min}) et pour celui le plus éloigné (D_{\max}).

Généralement pour les études paléoclimatiques, la recherche déterminera un lot de 10 meilleurs spectres. Ce qui nécessite au préalable d'acquérir un nombre de spectres actuels conséquent et se répétant par cas de figure (même biome). Dans notre cas, nous avons contraint la recherche à identifier un minimum de 5 analogues sur un total de 71 spectres disponibles. Les logiciels utilisés sont ANALOG (Schweitzer, 1994) et PPbase (Guiot & Goeury, 1996).

2.2 L'approche quantitative, via le modèle Extended R-value : le Massif Jurassien



Photo 2. 4 : Paysage des pâturages boisés jurassiens (Mazier, 2003)

Les écosystèmes sylvo-pastoraux sont très répandus dans le monde, principalement dans les régions méditerranéennes et tropicales. En Europe tempérée, la densité de la population, la spécialisation des activités et l'intensification de l'agriculture sont à l'origine du déclin de ces écosystèmes. Certaines régions de montagnes ont résisté comme le Jura suisse qui constitue le domaine du pâturage boisé largement dominé par *Picea abies* (Gallandat *et al.*, 1995).

Le pâturage boisé est une formation végétale intimement liée à l'activité humaine, dont la pérennité dépend d'une double gestion à la fois pastorale et forestière. La régénération des essences ligneuses, principalement *Picea abies*, est naturelle et facilitée par la présence de plantes non ou peu comestibles comme *Cirsium acaule* et *Gentiana lutea* (Smit *et al.*, 2006). Le paysage est caractérisé par un assemblage complexe de communautés végétales muscinales, herbacées (pré pâturés, pelouses...), arbustives (fourrés, buissons...) et arborescentes (arbres isolés ou en bosquets plus ou moins denses et étendus). Le multi-usage et la complexité des différentes unités de végétation contribuent à assurer un maximum de diversité biologique (Gallandat *et al.*, 1995).

L'altitude des pâturages boisés jurassiens du Parc Jurassien Vaudois est comprise entre 1250 et 1500 m d'altitude. L'orientation du massif est NE – SO alors que les vents dominants proviennent principalement de l'ouest ou de l'est (Bloesch & Calame, 1994). La chaîne montagneuse fait barrage au vent et les dévient de leurs trajectoires au fond des vallées. Le Jura est soumis à un climat océanique avec des précipitations annuelles entre 1200 et 1600 mm régulièrement réparties sur l'année. La température moyenne annuelle varie en fonction de l'altitude entre 4.8°C enregistrée au Brassus et 2.8°C au sommet de la Dôle. Ce climat rude impose une courte période de végétation entre 120 et 135 jours (Vittoz, 1998).

Du fait de ces contraintes climatiques et de la courte période de végétation, les troupeaux, principalement des vaches laitières et des génisses, occupent les estives du parc entre fin mai et début octobre. Sur l'ensemble des alpages, la charge du bétail varie entre 0.3 et 1.1 Unité Gros Bétail (UGB)/ha, avec une moyenne de 0.6 UGB/ha. Le système pastoral est géré de deux façons différentes, soit le cheptel est libre de parcourir librement les estives, soit il est changé de parcs suivant un système de rotation dépendant de la saison (pâturage tournante).

D'un point de vue socio-économique, les principaux utilisateurs de ces espaces sont les exploitants agricoles, auxquels viennent s'ajouter des utilisateurs occasionnels : marcheurs, skieurs...Au-delà de leur valeur socio-économique, ces pâturages suscitent un intérêt patrimonial, paysager et biologique considérable. De ce souci de protection, est né en 1973 le Parc Jurassien Vaudois dont la superficie s'étend sur 75 km². La conservation des pâturages boisés relève d'un véritable enjeu et nécessite la mise en place de programmes scientifiques.

Le programme PATUBOIS¹ visait à décrire et comprendre les mécanismes qui gouvernent l'organisation des pâturages boisés. Ainsi Vittoz (1998) a établi une typologie des formations végétales du Parc Jurassien Vaudois et fourni une cartographie détaillée de ces unités. Un autre programme, NCCR Plant Survival², s'est attaché à décrire les effets sur le long terme des activités sylvo-pastorales sur la résilience écologique, la diversité fonctionnelle, la durabilité et la valeur de l'écosystème pâturage boisé.

La conservation d'un tel système impose également de comprendre son histoire et son évolution au travers de plusieurs échelles temporelles : des dernières décennies (Kalwij, 2005) aux derniers millénaires (Sjögren, 2005). Les deux échelles de temps reposent respectivement sur des analyses diachroniques de photos aériennes et sur des analyses palynologiques d'archives naturelles.

¹ PATUBOIS (1991-1995) : Typologie et systématique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse, directeur du programme Jean-Daniel Gallandat (Université de Neuchâtel – Suisse)

² NCCR Plant Survival module 6 (2001-2005) : Pattern and long-term changes in pasture-woodlands: Complex interactions in a traditional type of agro-forestry, directeur du programme C.Scheidegger (Université de Birmensdorf - Suisse) <http://www.wsl.ch/land/genetics/projplan-de.ehtml>

Ainsi, l'analyse palynologique de trois tourbières au cœur du Parc Jurassien Vaudois a révélé que l'origine des pâturages boisés, tels qu'ils existent aujourd'hui, remonterait au 17 – 18^{ième} siècle (Sjögren, 2006).

2.2.1 Du pollen aux paysages pastoraux dans le massif jurassien

L'histoire de la végétation du Tardiglaciaire et de l'Holocène pour le Massif Jurassien a été décrite avec précision par plusieurs études (Wegmüller, 1966, Richard, 1983, Gaillard, 1984, Ruffaldi, 1993, Schoellammer, 1997, Bégeot, 2000), pour ne citer que quelques thèses. Peu d'études se sont focalisées sur l'impact de l'homme sur la végétation, et plus particulièrement pour les zones d'altitude (van der Knaap *et al.*, 2000, Mitchell *et al.*, 2001, Gauthier, 2004). Récemment, Sjögren (2005, 2006) s'est intéressé à l'évolution des pâturages boisés jurassiens pour les deux derniers millénaires.

2.2.1.1 Les pâturages boisés du Parc Jurassien Vaudois, 300 ans d'existence

Sjögren (2005, 2006) a reconstitué l'histoire des activités humaines et des faciès sylvo-pastoraux sur les 2000 dernières années, à partir de trois sondages palynologiques dans la Combe des Amburnex au cœur du Parc Jurassien Vaudois.

Une brève synthèse de cette étude est dressée et décrit les grandes phases de modification du paysage.

Pour la fin du premier millénaire avant J.-C., l'environnement fortement forestier serait composé par 30% de chacune des essences *Abies*, *Fagus* et *Picea*, de 5% d'Acer et de 5% d'*Alnus*, *Betula* et *Corylus*.

A partir du IX^e siècle, la proportion de *Picea* augmente pour atteindre 50% au XIII^e siècle, cette augmentation serait principalement liée à l'activité du bétail qui inhibe la croissance des autres arbres au profit de *Picea*, essence qui supporte l'abrutissement. La présence constante des taxons non arboréens (NAP), notamment *Poaceae* et *Plantago lanceolata* traduirait une ouverture du paysage de la partie centrale de la vallée. Cette ouverture serait similaire à celle actuellement observée.

L'analyse pollinique révèle une ouverture générale du paysage au XVII-XVIII^e siècle, cette ouverture serait liée à une surexploitation de la forêt pour satisfaire les besoins en bois pour la production de charbon et la verrerie (Rochat, 1995). Parallèlement, ces espaces ouverts sont utilisés comme des pâturages extensifs. L'action conjointe de la foresterie et du pâturage serait à l'origine des pâturages boisés tels qu'il existent aujourd'hui (Sjögren, 2006). Une des phases majeures d'ouverture du paysage correspond à la période 1700-1900 AD.

A partir du début du XX^e siècle (AD 1925), une phase mineure de reforestation est enregistrée, celle-ci affecte principalement les forêts pâturées et à un degré moindre les pâturages.

L'interprétation qualitative des données polliniques fossiles apporte des éléments d'informations sur les dynamiques de la végétation (ouverture, fermeture) et de l'anthropisation pour la vallée des Amburnex et pour chacun des trois sites étudiés (Sjögren, 2005, 2006).

2.2.1.2 Vers une calibration de la relation pollen/végétation

Un des défis pour les palynologues est de convertir les changements des pourcentages de NAP, pour différentes périodes, en changements de végétation/paysage. Généralement, l'appréciation de l'ouverture du paysage s'appuie sur l'augmentation du pourcentage des taxons non arboréens (NAP) et la diminution simultanée du pourcentage des taxons arboréens (AP).

Or, quantifier la proportion d'ouverture du paysage à partir des données polliniques fossiles reste un exercice complexe. En effet, à l'échelle locale, la relation entre les pourcentages de NAP et l'ouverture du paysage n'est pas linéaire, contrairement à ce qu'il était supposé (paragraphe 1.1). Pour un même degré d'ouverture du paysage, le pourcentage de NAP sera différent suivant si le paysage régional est ouvert ou semi-ouvert (Broström *et al.*, 1998, Sugita *et al.*, 1999). L'approche habituelle basée sur les pourcentages de NAP ne renseigne pas sur le degré d'ouverture du paysage.

L'approche qualitative (approche des analogues actuels) n'offre pas la possibilité d'estimer la proportion d'ouverture ou de fermeture du paysage, ni d'estimer la proportion des différentes unités de végétation dans le paysage jurassien. De plus, elle peut difficilement accéder à la notion de distance entre les milieux ouverts et le point d'enregistrement. Est-ce que le pourcentage de NAP traduit une ouverture du milieu à proximité des sites d'études jurassiens ou une ouverture générale de la végétation ? Comment s'organisent les différentes unités de végétation autour des points d'enregistrements polliniques de la Combe des Amburnex ? Comment cette distribution spatiale des éléments a-t-elle évolué pour les deux derniers millénaires ?

Dès lors, pour reconstruire les paysages anciens et l'impact de l'homme sur l'environnement jurassien, une approche quantitative et spatiale est requise pour améliorer et préciser les interprétations des diagrammes polliniques. Que ce soit pour une reconstitution du paysage régional ou local, la méthode impose d'obtenir au préalable des données robustes sur les productions polliniques des taxons clé du paysage et de définir la source pollinique des sites d'études.

Une telle approche nécessite dans un premier temps une calibration et une validation de la relation pollen/végétation à partir de données actuelles. L'approche quantitative, via le modèle Extended R-Value (ERV) (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994), a été développée dans le massif Jurassien. Elle nécessite l'acquisition de données de bases comme les analyses polliniques des spectres actuels, des inventaires floristiques autour des points de prélèvement, et exige l'utilisation d'un système d'information géographique (SIG) et d'outils de modélisation.

2.2.2 Sélection des sites dans le Parc Jurassien Vaudois

Les sites pour l'acquisition des données polliniques et floristiques ont été sélectionnés comme des analogues actuels des milieux pastoraux anciens de part leur composition floristique et la structure de la végétation (mosaïque de prairies, de bosquets, d'arbres groupés et isolés).

2.2.2.1 Pourquoi une stratégie d'échantillonnage aléatoire ?

Identifier la source pollinique des grains de pollen (RSAP), à partir des données polliniques, constitue une étape primordiale dans le processus de calcul des productions polliniques (PPE). Or, la collecte des échantillons de surface, pour définir la RSAP, va dépendre de la stratégie d'échantillonnage.

Broström (2002, Broström *et al.*, 2005) ont testé l'effet d'un échantillonnage aléatoire et systématique sur l'identification de la RSAP. Pour mener cette confrontation, ils ont simulé un paysage comparable au paysage actuel du sud de la Suède (Fig.2. 5 a). Sur ce paysage, les points de prélèvement (sites) ont été positionnés soit systématiquement soit aléatoirement. Les résultats démontrent que la sélection systématique des points a un impact important sur la relation pollen/végétation, qui se traduit sur le graphe (Fig.2. 5 b) par une instabilité des valeurs de maximum de vraisemblance, « *likelihood function score* ». En revanche, une stratégie aléatoire permet d'obtenir une courbe présentant une asymptote pour une distance donnée (Fig.2. 5 c), qui correspond au rayon de la RSAP.

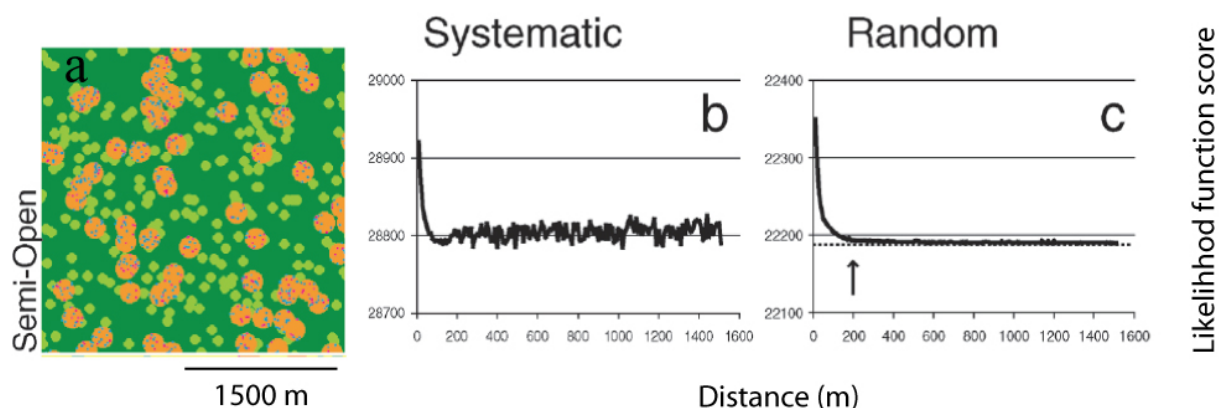


Fig.2. 5 : Effet de la stratégie d'échantillonnage, systématique (b) ou aléatoire (c) sur l'allure de la courbe de la « likelihood function score », à partir d'un paysage simulé (a). Reproduit avec permission de Broström, (2005)

Par cette étude, Broström *et al.* (2005) mettent en évidence la nécessité de collecter aléatoirement les échantillons de surface (mousses) pour un paysage hétérogène. La distribution aléatoire permettra également de limiter les problèmes d'auto corrélation entre les sites et chaque élément du paysage (patches de végétation) aura la même probabilité d'être pris en considération.

2.2.2.2 *Identification des points de prélèvements.*

La calibration de la relation pollen/végétation, via les sous modèles ERV, nécessite de pondérer la distance pollen/plante à partir d'un point central (site de prélèvement des mousses). Les données floristiques sont collectées en s'écartant par cercle concentrique avec un rayon (R) croissant à partir de ce centre (§ 2.2.6.1). D'après des simulations précédentes (Broström *et al.*, 2005), le rayon pour obtenir l'ensemble des informations floristiques nécessaire pour la calibration est de 400 m pour un paysage semi-ouvert. Il convient alors d'échantillonner la végétation entre 0 et 400 m du point de prélèvement, R = 400m pouvant être considéré comme la distance maximale du dernier relevé floristique.

L'acquisition exhaustive des données floristiques exige beaucoup de temps, à la fois sur le terrain et en laboratoire. Il existe des cartes de végétation décrites par la méthode phytosynusiale intégrée par Vittoz (1998) pour une partie du Parc Jurassien Vaudois. Nous avons tiré profit de ces cartes et de la base de données floristiques associée, ce qui apportait un gain considérable de précision et de qualité des données.

Un nombre minimum de 20 sites est nécessaire pour réaliser la calibration (Sugita, communication personnelle). Ainsi, ces 20 sites ont été placés aléatoirement sur la surface couverte par les cartes de végétation, soit 18 km², avec les contraintes suivantes (Fig.2. 6) :

- pour chaque site, la zone comprise entre R = 0 m (point de prélèvement) et R = 200 m de distance devait être positionnée sur les cartes de végétation.
- pour cette distance de 200 m, les cercles de chaque point ne devaient pas se superposer, la distance (R = 200 m) est considérée comme une zone tampon entre les points d'échantillonnage.

Cette distance de 200 m correspond à la distance maximale (rayon de la zone tampon) possible pour placer 20 cercles dans une surface de 18km².

Le travail de localisation des 20 sites et de définition de leur zone tampon respective a été effectué grâce à un Système d'Information Géographique (SIG), ArcGIS 9.0.

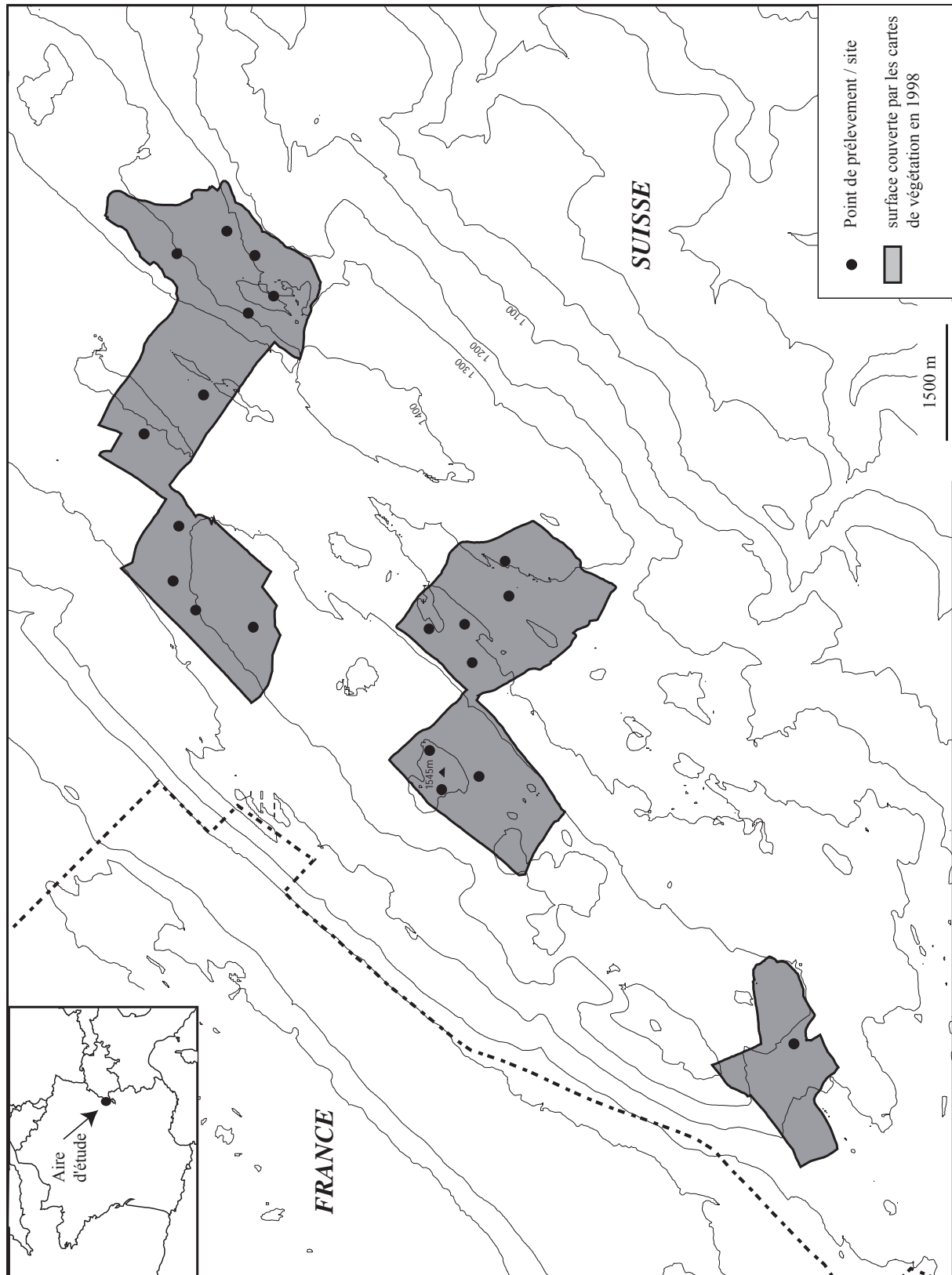


Fig.2. 6 : Localisation des sites distribués aléatoirement sur la surface couverte par les cartes de végétation existantes de Vittoz (1998).

2.2.3 Définition de l'échelle de collecte des données floristiques – simulation

Comme il a été énoncé précédemment, la RSAP à l'origine des grains de pollen contenus dans des mousses est évaluée par simulation à $R = 400$ m pour un paysage semi-ouvert du Sud de la Suède (Broström *et al.*, 2005). Dans le cas du Parc Jurassien Vaudois, le paysage est considéré comme semi-ouvert et présente une structure de la végétation différente de celle observée en Suède. Ce qui laisse présager que la RSAP du paysage jurassien puisse être différente de celle estimée pour la Suède. Afin d'optimiser le travail de terrain et cibler la distance maximale pour les relevés de végétation, il est possible de procéder à une simulation pour calculer la RSAP.

L'ensemble des logiciels regroupés sous le nom de HUMPOL (« *Hull Method of POLLen simulation* ») (Bunting & Middleton, 2005) permet de simuler la dispersion et la déposition pollinique dans un paysage hétérogène (réel ou simulé) pour estimer la RSAP (Fig.2. 7). HUMPOL dérive de la version originale POLLSCAPE créée par Sugita (1994). L'avantage majeur d'utiliser HUMPOL réside dans sa convivialité par la mise en place d'une interface utilisateur pour tous les logiciels intégrés.

Sur les bases des cartes de végétation existantes et des types de végétation qui la décrivent (CoeE), il est possible de simuler un paysage simplifié. Pour simplifier le paysage « pâturage boisé », les CoeE ont été regroupés en communauté (représentée par des patches) selon le degré d'ouverture et les essences forestières dominantes.

La composition floristique de chaque communauté est réduite à quelques taxons dominants (8) pour lesquels la littérature fournit la vitesse de chute des grains de pollen et leur production pollinique, exprimée relativement au taxon Poaceae (Tableau 2. 7).

	Vitesse de chute (m/s)	Production pollinique
<i>Picea</i>	0.056	1.8 **
<i>Acer</i>	0.056	0.7 ***
<i>Fagus</i>	0.057	6.7 **
<i>Abies</i>	0.056	1.8
Poaceae	0.035	1.0 *
<i>Plantago montana</i>	0.029	12.8
Comp. SF Cichorioideae	0.051	0.2 *
Cyperaceae	0.035	1.0 *

Tableau 2. 7: Vitesse de chute des grains de pollen (issu de différentes littératures) et production pollinique (relative au taxon Poaceae) pour huit taxons. Les valeurs de production pollinique sont issues de (*) Broström (2004), (**) Sugita (Sugita *et al.*, 1999, Lauber & Wagner, 2000) et de (***) Sugita (1993, 1994). Pour les taxons *Abies* et *Plantago montana*, les valeurs ont été basées sur celles existantes de *Picea* et *Plantago lanceolata*.

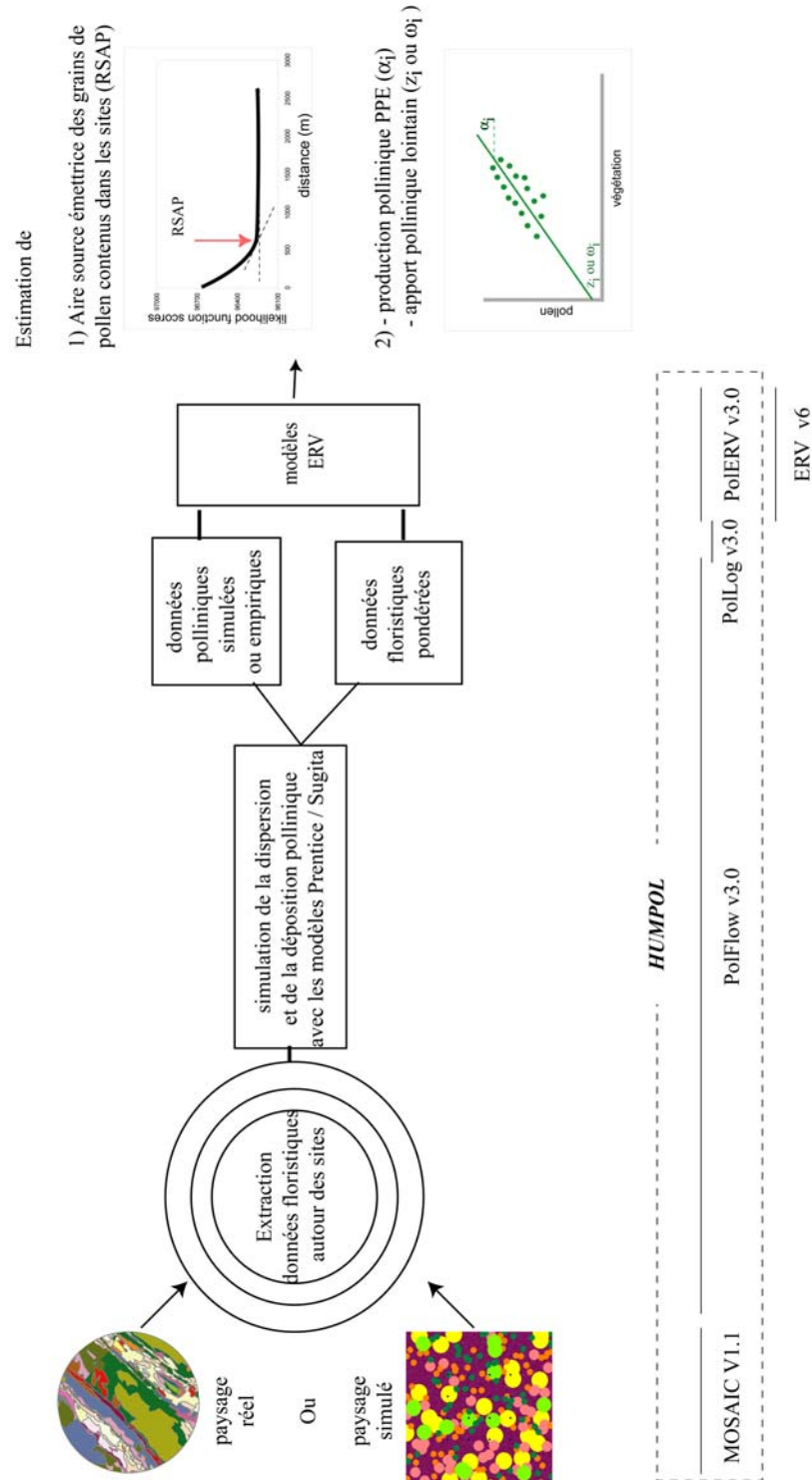


Fig.2. 7 : Processus des différentes étapes et des logiciels associés (groupés sous le nom de HUMPOL) pour estimer la source pollinique adéquate des grains de pollen (RSAP), la production pollinique et l'apport pollinique régional. La version actuel du programme contient plusieurs modules : MOSAIC v1.1 (Middleton & Bunting, 2004) pour créer un paysage, PolFlow v3.0 (Bunting & Middleton, 2005) pour l'extraction des données de végétation et la simulation de la dispersion et déposition pollinique. PolLog v3.0 formate les données pour les utiliser par PolERV v3.0 (Bunting & Middleton, 2005) ou ERV-v6 (module de POLLSCAPE, Sugita, non publié). Schéma adapté de Broström (2002).

La contribution des taxons dans chaque nouvelle communauté (Tableau 2. 8) est déduite de la base de données Phytobase associée aux cartes de végétation (Vittoz, 1998). La surface couverte par ces communautés et le rayon des patchs pour chaque communauté sont estimés à partir du système d'information géographique et de la carte de végétation simplifiée.

Les patchs de végétation ainsi définis sont simulés et distribués aléatoirement dans un paysage de dimension 7 x 7 km, et forme un scénario (Fig.2. 8a). Cinq scénarii de paysage sont constitués par le logiciel MOSAIC v1.1 (Middleton & Bunting, 2004). Sur chacun des scénarii, sont positionnés aléatoirement 10 points de prélèvements (mousses), soit 50 points au total. La multiplication des scénarii permet de limiter les problèmes d'auto corrélation entre les sites dus à un paysage simulé de petite dimension.

Les données de végétation sont extraites par bande concentrique de 0 à 2000 m de distance, avec un incrément de 20 m. Pour chaque bande de 20m, la composition floristique (%) relative aux huit taxons a été calculée. Les données sont fournies par le logiciel PolFlow v3.0 puis formatées par PolLog v3.0 pour la dernière étape.

Les trois sous modèles ERV ont été appliqués sur le jeu de données floristiques et la distance a été pondérée suivant la méthode du « *taxon specific distance weighting* » (modèle de Prentice voir § 1.1.2.2), cette dernière étape est réalisée par le logiciel PolERV v3.0. Ainsi, les assemblages polliniques ont été calculés (via les sous modèles ERV) pour chacun des points de prélèvement, chaque assemblage (soit 50 au total) est décrit par les pourcentages polliniques des huit taxons.

Les résultats, de cette simulation et des calculs de la relation pollen/végétation, permettent de produire un graphe représentant les valeurs du maximum de vraisemblance « *likelihood function score* » en fonction de la distance du point de déposition (en m) (§ 2.2.6.2). Les courbes des trois sous modèles ERV décroissent en fonction de la distance et atteignent une asymptote vers 700 - 800m (Fig.2. 8b). Cette distance définit le rayon de la RSAP, la source pollinique adéquate.

Communauté / taxon	<i>Picea</i> (%)	<i>Acer</i> (%)	<i>Fagus</i> (%)	<i>Abies</i> (%)	Poaceae (%)	<i>Plantago montana</i> (%)	Comp. SF <i>Cichorioidea</i> (%)	Cyperaceae (%)	surface couverte (%)	Rayon du patch (m)
matrice	85	15	0	0	0	0	0	0	38	-
milieu ouvert	0	0	0	0	70	13	13	4	21	400
milieu peu boisé à épicéa	27	0	0	0	30	11	7	25	14	250
milieu très boisé à épicéa	52	7	0	0	14	5	10	12	10	150
milieu forêt à hêtre et sapin	50	13	23	15	0	0	0	0	10	360
milieu forêt à épicéa et sapin	61	10	7	10	7	0	5	0	7	150

Tableau 2. 8 : Composition floristique des communautés constituant le paysage simplifié. La surface couverte et le rayon des patchs de chaque communauté sont également indiqués.

Ce résultat préliminaire fournit une information sur la distance minimale à échantillonner pour les relevés de végétation. Pour être en mesure de calibrer correctement la relation pollen/végétation, il est indispensable de disposer des données floristiques à l'intérieur d'un rayon minimum de 800 m autour de chaque point de prélèvement. Pour plus de sécurité, la distance maximale a été fixée à 1 500 m de distance, distance également conseillée par Broström (2004).

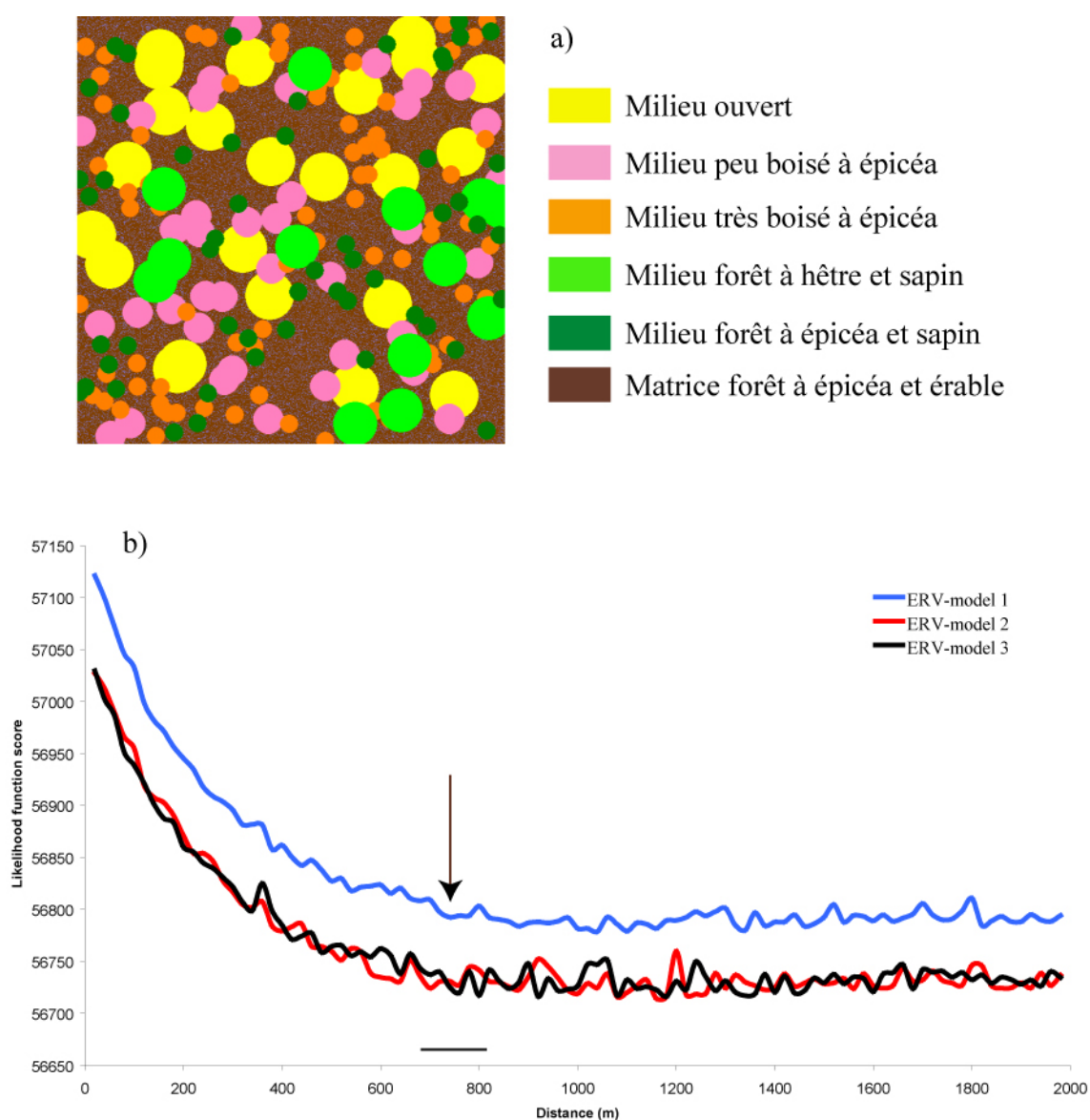


Fig.2. 8 : Estimation de la RSAP des mousses à partir d'un paysage semi-ouvert simulé (a) et des trois modèles ERV (b). La RSAP correspond à la distance pour laquelle l'asymptote est atteinte, soit entre 700 et 800 m (b).

2.2.4 La « walking in circles approach » (Broström *et al.*, 2004)

Pour l'analyse des données par les sous modèles ERV, il est recommandé d'obtenir l'abondance des plantes pour certaines distances du point de prélèvement pollinique. A partir de ce point, les relevés floristiques sont effectués à partir du centre pour des cercles de rayon croissant vers l'extérieur. Cette méthode permet de pondérer la distance pollen/plante, ainsi des plantes éloignées du centre de prélèvement recevront un poids plus faible qu'une plante à proximité.

Sur la base de la simulation précédente, les données floristiques ont été acquises entre 0 et 1500 m de distance autour des 20 points de prélèvement aléatoirement répartis sur les cartes de végétation (Fig.2. 6, § 2.2.2.2). La méthode d'étude de la végétation adoptée est celle définie par Broström (2004) : la « *walking in circles approach* ». Cette méthode a été testée sur le terrain par son auteur et s'avère d'un bon rapport qualité/temps.

Les efforts de prospection sont dépendants de la distance plante/point de prélèvement. En effet, comme la plupart des espèces herbacées présentent une faible aptitude à disperser leur grain de pollen, il est donc nécessaire de concentrer l'effort de prospection floristique pour une distance de 0-10m autour de chaque point. En revanche de 10-1500 m, la végétation peut être classée par type de végétation et décrite par les espèces dominantes de ce type.

La méthode « *walking in circles approach* » a été adaptée au terrain jurassien et à ses contraintes topographiques. Sa mise en application dépendait également des informations disponibles sur l'aire d'étude (photographies aériennes couleurs, infrarouges, carte de végétation, base de données...) Pratiquement, trois échelles sont définies pour collecter les données floristiques (Fig.2. 9) :

1) de 0-10 m, relevé floristique pour chaque bande mètre (incrément un mètre), acquisition des données sur le terrain

2) de 10-100m, relevé floristique pour chaque bande mètre, acquisition des données sur le terrain pour les essences ligneuses et extraction des données pour la strate herbacée depuis la base de données Phytobase associée aux carte de végétation.

3) de 100-1500m, relevé floristique pour chaque bande mètre, interpolation des cartes de végétation sur la base des photographies aériennes infrarouges et extraction des données depuis la base de données Phytobase.

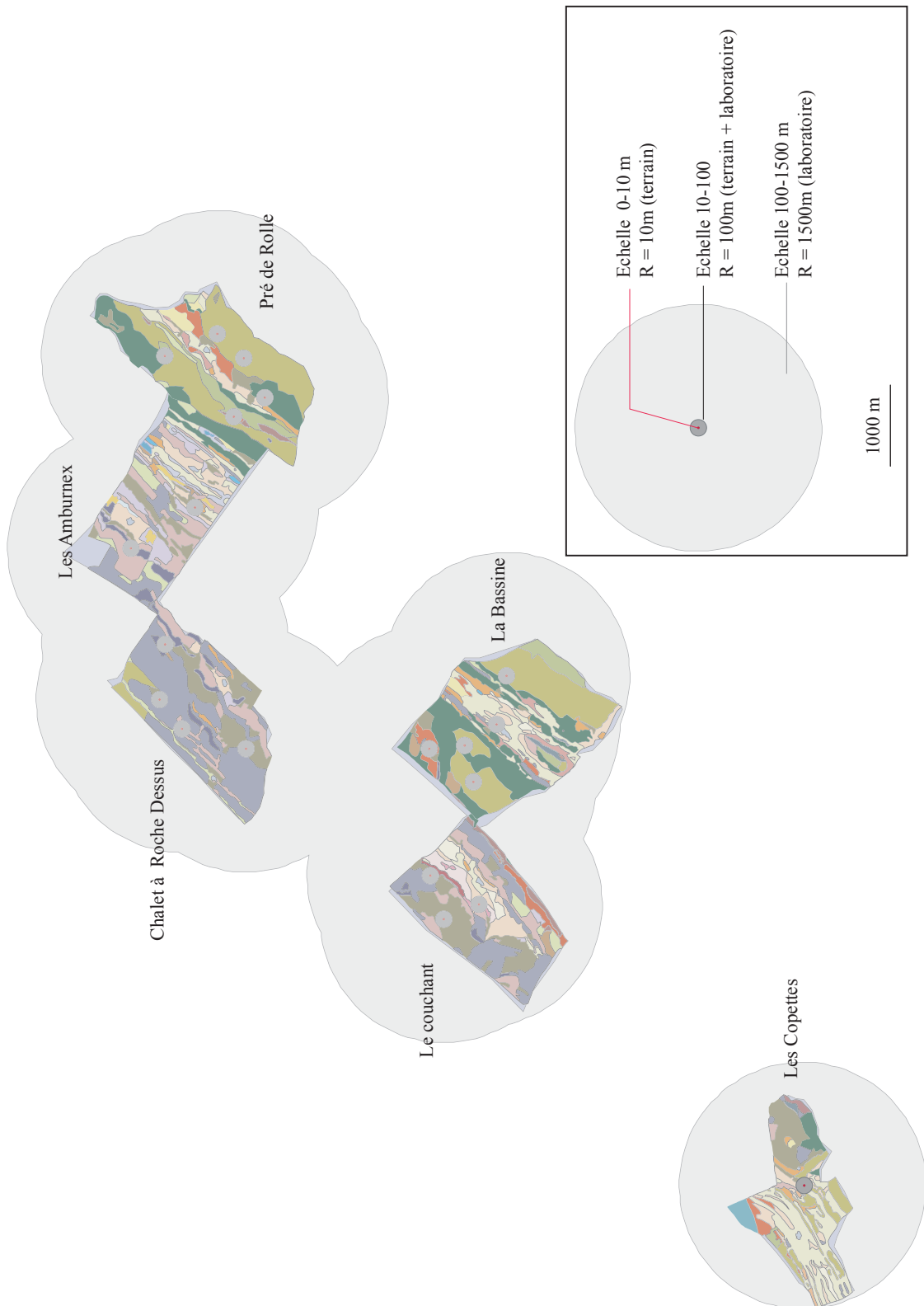


Fig.2. 9 : Définition des trois échelles pour les relevés de végétation, pour les 20 points de prélèvement.

	Taxon pollinique	Plantes correspondantes inventoriées
T a x o n s l i g n e u x	<i>Abies</i>	<i>Abies alba</i>
	<i>Acer</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>
	<i>Betula</i>	<i>Betula pubescens</i>
	<i>Fagus</i>	<i>Fagus silvatica</i>
	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
	<i>Picea</i>	<i>Picea abies</i>
	<i>Salix</i>	<i>Salix appendiculata, Salix aurita, Salix purpurea</i>
	<i>Sambucus racemosa</i>	<i>Sambucus ebulus</i>
	<i>Sorbus</i> -type	<i>Cotoneaster integerrimus, Sorbus aria, Sorbus aucuparia, Sorbus chamaemespilus</i>
T a x o n s h e r b a c e s	<i>Achillea</i> -type	<i>Achillea millefolium, Leucanthemum vulgare</i>
	<i>Alchemilla</i> -type	<i>Alchemilla conjuncta, Alchemilla vulgaris</i>
	<i>Aster</i> -type	<i>Aster bellidiastrum</i>
	Brassicaceae	<i>Arabis hirsuta, Capsella bursa-pastoris, Cardamine flexuosa, Cardamine heptaphylla, Cardamine pentaphyllos, Cardamine pratensis</i>
	<i>Caltha</i> -type	<i>Aquilegia atrata</i>
	<i>Chaerophyllum hirsutum</i> -type	<i>Chaerophyllum aureum, Chaerophyllum hirsutum</i>
	Chenopodiaceae-type	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>
	Compositae Subfam. Cichorioideae	<i>Cicerbita alpina, Crepis biennis, Crepis mollis, Crepis paludosa, Crepis pyrenaica, Hieracium lachenalii, Hieracium lactucella, Hieracium pilosella, Hieracium prenanthoides, Hieracium villosum,</i>
	Cyperaceae	<i>toutes les plantes appartenant à la famille des Cyperaceae</i>
	<i>Euphorbia</i>	<i>Euphorbia cyparissias, Euphorbia verrucosa</i>
	<i>Gentiana pneumonanthe</i> -type	<i>Gentiana lutea</i>
	<i>Gentianella campestris</i> -type	<i>Gentiana campestris, Gentiana verna</i>
	Gramineae	<i>toutes les plantes appartenant à la famille des Poaceae</i>
	<i>Hypericum perforatum</i> -type	<i>Hypericum maculatum</i>
	<i>Lotus</i> -type	<i>Lotus corniculatus</i>
	<i>Plantago lanceolata</i> -type	<i>Plantago lanceolata</i>
	<i>Plantago maior</i>	<i>Plantago major</i>
	<i>Plantago media</i>	<i>Plantago media</i>
	<i>Plantago montana</i> -type	<i>Plantago atrata</i>
	<i>Potentilla</i> -type	<i>Fragaria vesca, Potentilla aurea, Potentilla crantzii, Potentilla erecta, Potentilla sterilis, Sibbaldia</i>
	<i>Ranunculus acris</i> -type	<i>Ranunculus acris ssp. Friesianus, Ranunculus carinthiacus, Ranunculus lanuginosus, Ranunculus</i>
	<i>Ranunculus sceleratus</i> -type	<i>Ranunculus aconitifolius, Ranunculus platanifolius</i>
	Rubiaceae	<i>Cruciata laevipes, Galium anisophyllum, Galium odoratum</i>
	<i>Rumex acetosa</i> -type	<i>Rumex acetosa</i>
	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Rumex acetosella</i>
	<i>Rumex obtusifolius</i> -type	<i>Rumex obtusifolius</i>
	<i>Sanguisorba minor</i> -type	<i>Sanguisorba minor</i>
	<i>Silene nutans</i> -type	<i>Silene nutans</i>
	<i>Silene vulgaris</i> -type	<i>Silene vulgaris</i>
	<i>Trifolium montanum</i> -type	<i>Trifolium montanum</i>
	<i>Trifolium pratense</i> -type	<i>Trifolium pratense</i>
	<i>Trifolium repens</i> -type	<i>Trifolium repens</i>
	<i>Trifolium</i> -type	<i>Medicago lupulina</i>
	<i>Trollius europaeus</i>	<i>Trollius europaeus</i>
	<i>Urtica</i>	<i>Urtica dioeca</i>
	<i>Vaccinium</i>	<i>Vaccinium myrtillus, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea</i>
	<i>Veratrum</i>	<i>Veratrum album</i>

Tableau 2. 9 : Correspondance entre les taxons polliniques et les plantes inventoriées dans les relevés de végétation.

L'inventaire floristique s'est limité aux plantes dont le taxon pollinique correspondant a été trouvé simultanément, dans des spectres polliniques actuels et fossiles sur le Parc Jurassien Vaudois (Sjögren, communication personnelle). En effet, l'utilisation des PPE des taxons herbacées et ligneux pour reconstituer les paysages anciens, n'a de sens que si on retrouve ces taxons pour les périodes anciennes. De plus, le nombre des taxons dépend aussi des plantes présentes sur les sites, ainsi les taxons *Corylus*, *Fraxinus* et *Pinus* présents dans les spectres polliniques ont été exclus de l'inventaire floristique du fait de leur absence dans la végétation environnante.

Par conséquent, l'inventaire floristique s'est axé sur les plantes correspondantes à 46 taxons polliniques (Tableau 2. 9). Sur le terrain, la détermination floristique a été poussée jusqu'à l'espèce à l'exception des familles Poaceae et Cyperaceae. La nomenclature utilisée pour la détermination des espèces est celle de Lauber et Wagner (2000). Les relevés de végétation ont été réalisés entre Juin et Septembre 2003.

Les relevés de végétation ont été réalisés par cadrat (N-E, E-S, S-W, W-N), pour pouvoir utiliser ce jeu de données dans de futures études afin de tester l'effet du vent sur la dispersion pollinique.

2.2.4.1 Acquisition des données floristiques pour l'échelle 0-10m

Pour cette échelle, l'acquisition des données floristiques sur le terrain est décrite par la Fig.2. 10. Pour faciliter le travail sur le terrain, le centre du cercle (point central) est matérialisé par un bâton. Deux lignes de référence (décamètres) délimitent les points cardinaux et une corde graduée tout les mètres est reliée au point central (Photo 2. 5a). Ce système permettra, autant que possible, de respecter et de conserver l'intervalle d'un mètre. D'autres petits bâtons sont positionnés grâce à la corde graduée ou par un mètre, pour matérialiser sur le terrain le relevé de végétation, le « cadrat concentrique » (Photo 2. 5a et b). Dans ce « cadrat concentrique », le pourcentage de recouvrement de chaque plante est estimé visuellement.

Le pourcentage de recouvrement d'une plante pour une bande mètre correspond à la moyenne des pourcentages obtenus dans les 4 cadrats composant la bande mètre.

Au total, pour cette échelle d'analyse, 40 relevés de végétation par site ont été effectués, soit 800 relevés pour l'ensemble des sites.

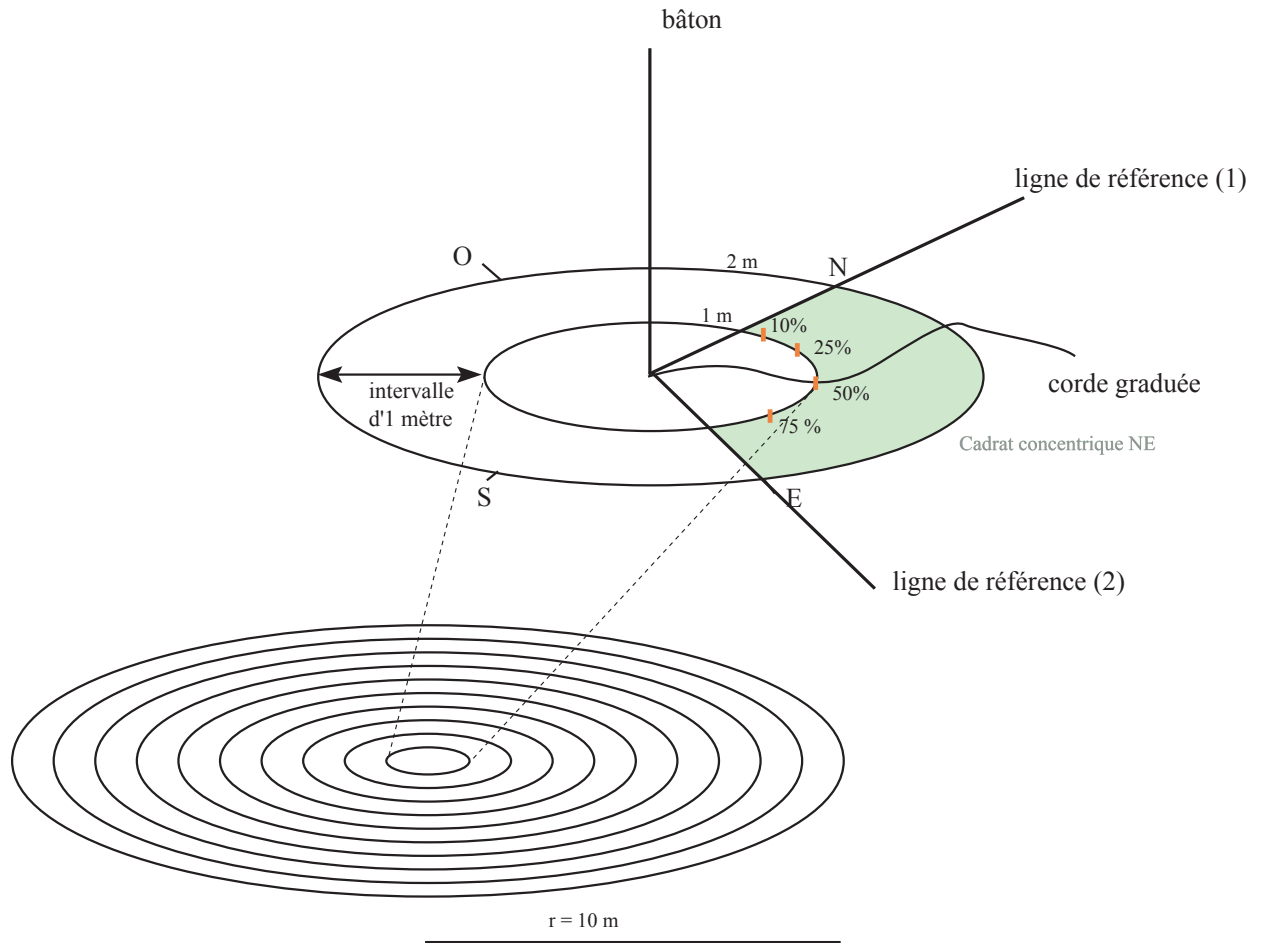


Fig.2. 10 : Méthode d'analyse de la végétation pour la distance de 0 à 10 m du point central. Les relevés floristiques (estimation du pourcentage de recouvrement des espèces cibles) sont réalisés dans chaque cadrat d'une bande mètre. Reproduit avec permission de Broström *et al.*, 2004 et traduit par Mazier

a)



b)



Photo 2. 5 : Techniques pour matérialiser les cadrats (a) et les intervalles d'un mètre (b) sur le terrain,

2.2.4.2 Acquisition des données floristiques pour l'échelle 10-100m

A cette échelle, de 10 à 100 m de distance du point central, une partie des informations, celle des taxons herbacés, est extraite de la base de données associée aux cartes de végétation. Les données acquises sur le terrain, se sont restreintes aux taxons ligneux.

En effet, les types de végétation (CoeE) correspondent aux résultats d'une typologie de la végétation (Vittoz, 1998). Ce qui implique concrètement que toutes les espèces décrivant un CoeE ne sont pas forcément présentes à l'endroit précis qui nous intéresse.

Le protocole adopté est décrit par la Fig.2. 11 et se résume :

- pour les taxons herbacés, les données ont été extraites pour chaque bande mètre à partir du SIG et de la base de données Phytobase (§ 2.2.6.1).

- pour les taxons ligneux, l'inventaire floristique repose sur l'estimation du recouvrement linéaire de la canopée le long d'un transect. 12 transects ont été définis, soit 3 transects par cadrat, selon une orientation : N 20°, N 40°, N 60°, N 110° ; N 130°, N150°, N 200°, N 220°, N 240°, N 290°, N 310° et N330°. La direction du transect a été conservée par la boussole et la distance a été mesurée par un mètre dérouleur de 50 m. Pour chaque transect, l'estimation de la projection de la canopée a été estimée pour chaque intervalle de 10m, soit par exemple de 10-20m, 20-30m...depuis le point central. Ainsi la plante recouvrant 1 m sur l'intervalle de 10 m, représente 10% de l'intervalle considéré. Finalement le pourcentage de recouvrement d'un taxon ligneux pour un intervalle de 10m est obtenu par la moyenne des pourcentages issus de la même tranche d'intervalle des 12 transects.

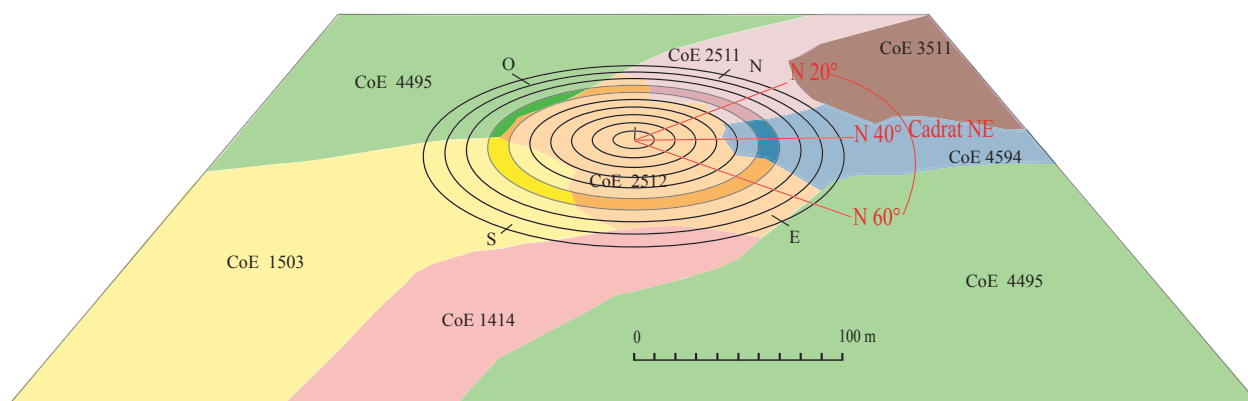


Fig.2. 11 : protocole d'acquisition des données pour l'échelle 10-100m. Extraction des données floristiques à partir du SIG (cercle plus foncé) et estimation du recouvrement foliaire des ligneux le long des transects pour chaque intervalle de 10m.

2.2.4.3 *Acquisition des données floristiques pour l'échelle 100-1500m*

Comme la superficie couverte par les cartes de végétation de Vittoz (1998) était insuffisante pour notre étude (Fig.2. 6), il fut nécessaire d'extrapoler les types de végétation définis (CoeE) pour compléter la surface exigée. La cartographie de la végétation au-delà du rayon 100m, pour la dernière échelle de 100 à 1500 m du point central, a été complétée pour une partie par de nouvelles cartes (Vittoz, 2003) d'une part, et par une interprétation des photographies aériennes infrarouges, d'autre part.

Afin de faciliter son travail de cartographie, Vittoz (1998) avait effectué un prézonage du Parc Jurassien Vaudois sur la base de photographies aériennes infrarouges de l'office cantonale des forêts du canton de Vaud (photographies datées de juillet 1986 et à l'échelle du 1 : 10000^{ième}). A partir de ces photos et avec l'utilisation d'un stéréoscope, différents types de végétation avait été délimités et reportés sur des cartes topographiques. Pour couvrir la totalité de la surface demandée, l'interprétation des photos aériennes IR et des photos couleurs ortho rectifiées (1 : 25000^{ième}, Swisstopo, N° T508-BA-053161) a été complétée par nos soins (Annexe III).

2.2.4.4 *Spatialisation de la donnée (SIG) – Digitalisation des données*

A partir des documents papiers fournis par P. Vittoz et des compléments apportés par notre photointerprétation, un travail de digitalisation a été entrepris à l'aide d'un système d'information géographique - SIG (ArcGIS 9.0). Chaque polygone crée s'est vu attribué un code d'appartenance à un type de végétation (CoeE) défini par Vittoz (1998). L'attribution de ce code a été soit vérifiée sur le terrain soit extrapolée en fonction des connaissances de Pascal Vittoz lorsqu'il fut possible, les autres informations sont dérivées de la base de données du Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud (référence 622.107B/02). Le recours au Modèle Numérique de Terrain (MNT, au 1 : 25000^{ième}) a également constitué un outil pour la prise de décision (MNT25, Swisstopo, N°autorisation). Le MNT permettait de définir l'exposition et l'orientation des polygones, éléments pour statuer sur l'attribution du code CoeE en fonction de la description de celui-ci par Vittoz (1998).

Une carte de végétation complète pour notre aire d'étude a été dressée (Annexe III), et l'environnement paysager (pour un rayon de 1500m), en terme de types de végétation avoisinants, autour de chaque point est décrit par la Fig.2. 12. La correspondance des couleurs pour les types de végétation est calquée sur celle définie par Vittoz (1998) ; la légende est développée dans l'Annexe III.

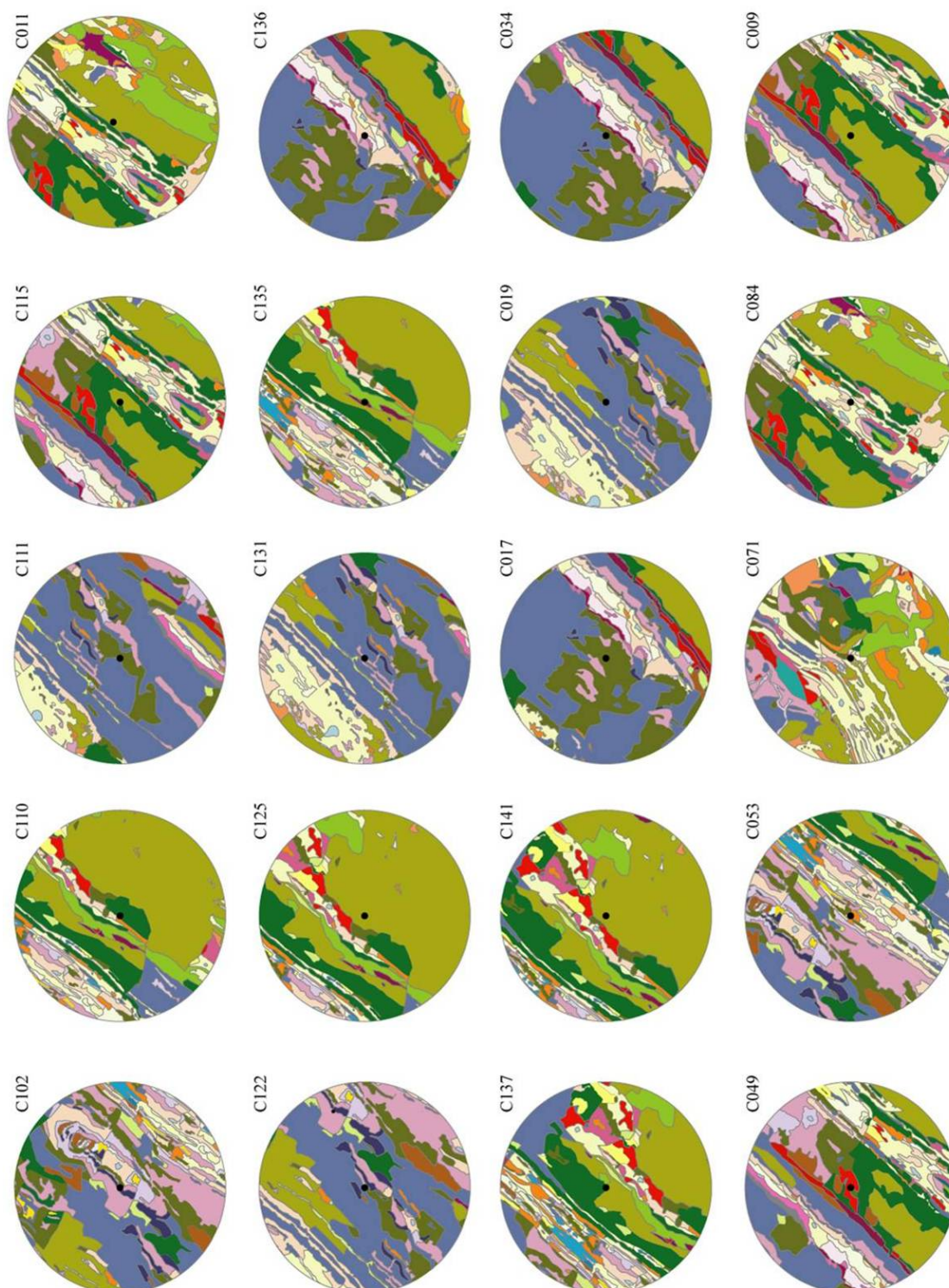


Fig.2. 12 : Environnement paysager autour de chacun des 20 points de prélèvement (R= 1500 m). Pour les correspondances couleur / types de végétation, se reporter à l'Annexe III.

2.2.5 Données polliniques

Dans un rayon de 0.5 m autour du point central, dix coussinets de mousses ont été récoltés et mélangés pour constituer un échantillon composite par site (Broström *et al.*, 2004). La multiplication du nombre de mousses et le prélèvement de la mousse entière devraient limiter la variation pollinique intra et inter saisonnière ainsi que la variation due à la déposition très locale des grains de pollen (voir § 2.1.5.1.1 et § 2.1.5.1.2).

Les échantillons ont été traités suivant le protocole standard de Faegri et Iversen (1989). La détermination pollinique s'est appuyée sur plusieurs clés de détermination et atlas photographiques (Punt *et al.*, 1976-95, Faegri & Iversen, 1989, Moore *et al.*, 1991, Reille, 1992-98). Une moyenne de 800 grains de pollen a été dénombrée par échantillon, excluant les spores et les taxons aquatiques. Le traitement et la détermination pollinique ont été réalisés par Jacqueline van Leeuwen de l'Institut des Plantes à Bern (Suisse) (Annexe II).

Pour chaque site, un fichier comportant le nombre de grains par type pollinique est constitué comme fichier d'entrée dans le logiciel ERV-v6 (Sugita, non publié) pour le calcul des productions polliniques des taxons clés du paysage jurassien.

2.2.6 Analyse des données

2.2.6.1 Pondération de la végétation en fonction de la distance

Comme les plantes poussant à proximité du lieu de déposition pollinique contribuent plus au spectre pollinique, les données de végétation doivent être pondérées en fonction de la distance du point central. Cette opération doit précéder celle de la calibration pollen/végétation par les sous modèles ERV.

Ainsi, un fichier par site comportant la composition floristique en fonction de la distance du point central a été créée.

2.2.6.1.1 Composition des types de végétation en fonction de la distance du point central

A partir de la nouvelle carte de végétation et des fonctionnalités du SIG (ArcSIG 9.0), il est possible d'extraire la composition végétale en cercles concentriques autour de chaque point central, soit de 10 à 1500 m avec un incrément d'un mètre. La contribution (m²) de chacun des types de végétation (CoeE) par bande mètre est calculée et exportée sous forme de tableau.

Le tableau exporté depuis le SIG contient la surface de chaque polygone comprise dans la bande mètre, il convient de regrouper les polygones par type de végétation pour estimer la surface totale couverte par le type de végétation pour l'incrément d'un mètre. Un travail de programmation sous PHP (« *PHP Hypertext Preprocessor* ») a permis de regrouper les polygones/types de végétation

(CoeE) et d'exprimer le pourcentage de couverture de chaque CoeE par bande cercle. Ainsi, une table pour un site contient le pourcentage des CoeE pour chaque bande mètre de 0 à 15000m soit 1500 bandes mètre – la table (CoeE)/distance. La programmation du traitement des données a été réalisée avec l'aide de Jean Daniel Tissot (Laboratoire de Chrono-Ecologie - Besançon).

2.2.6.1.2 Base de données floristiques – Composition floristique par type de végétation (CoeE)

Les cartes de végétation originales (Vittoz, 1998) sont associées à une base de données floristiques Phytobase (Gillet, 2004), à partir de laquelle il est possible d'exporter des tableaux de relevés pour les syntaxons (liste et abondance des espèces/syntaxon) et coenotaxons (liste des syntaxons/coenotaxon).

La version de la base de données transmise par le laboratoire végétale de l'Université de Neuchâtel, a été modifiée pour être conforme à celle produite par Vittoz (1998). En effet, la version reçue comportait des relevés acquis au sein de la Suisse entière, et la typologie des syntaxons et coenotaxons se basait sur ces relevés d'origine géographique variée. Pour limiter l'intégration de plantes absentes du Parc Jurassien Vaudois dans les analyses, la base de données a été épurée pour ne conserver que les relevés acquis sur ce territoire. La typologie de ces relevés a été reprise à partir des travaux de Vittoz (1998) et importée dans la version épurée.

Pour chaque coenotaxon, une liste des syntaxons et de leur pourcentage de recouvrement a été extraite de la base de données Phytobase. De même pour chaque syntaxon constitutif des coenotaxons, une liste d'espèce et de leur pourcentage de recouvrement a été exportée. Les tableaux ont été croisés pour obtenir la liste des plantes et leur pourcentage dans un type de végétation (CoeE). Ainsi, trente deux CoeE sont décrits par 453 plantes inventoriées sur le Parc Jurassien Vaudois. Les plantes ont été regroupées au même rang taxonomique que les grains de pollen suivant un document de référence fourni par Jacqueline van Leeuwen de l'institut des plantes de Bern (Suisse). Les CoeE sont décrits par le pourcentage de recouvrement de 186 taxons floristiques.

Pour la calibration pollen/végétation, le nombre des taxons, pris en considération pour constituer la table de référence plante/type de végétation, a été restreint. Il a été fixé à 28 taxons simultanément présents dans les assemblages polliniques actuels, fossiles et dans la végétation inventoriée sur le terrain. De même pour nos besoins, deux nouveaux CoeE ont été créés, celui des zones exemptées de végétation (zone de non production pollinique) et celui pour les parcelles de plantation d'épicéas.

Au final, la table de référence plante/type de végétation contient 34 CoeE renseignés par le pourcentage de recouvrement de 28 taxons (chapitre 5). A l'exception de la zone de non production pollinique, la somme des pourcentages des 28 taxons est ajustée à 100%.

2.2.6.1.3 Composition floristique en fonction de la distance du point central

A cette étape, deux tables sont disponibles : une table de référence plante/type de végétation et une table type de végétation/distance pour chaque site. La combinaison des deux, via l'intermédiaire d'une manipulation par programmation en PHP, permet d'obtenir le fichier plante/distance pour chaque site.

Par la suite, il convient d'intégrer les données acquises sur le terrain. L'acquisition des données et la préparation des fichiers de calcul sont expliquées dans le chapitre 5.

2.2.6.1.4 Indices de pondération

Un fichier par site est constitué et décrit la composition floristique pour chaque bande mètre de 0 à 1500 m du point de déposition. Ce fichier permettra de pondérer la végétation en fonction de la distance dans les sous modèles ERV. Dans le logiciel ERV-v6 (Sugita, non publié), plusieurs indices de pondérations peuvent être appliqués : $1/d$, $1/d^2$ et le « *taxon specific distance weighting* » (modèle de Prentice). L'effet du choix de l'indice de pondération sur l'estimation de la RSAP et des PPE a pu être testé (voir chapitre 5).

2.2.6.2 ***Estimation de la RSAP par la méthode du maximum de vraisemblance***

2.2.6.2.1 Méthode du maximum de vraisemblance (« *maximum likelihood function* »)

La source pollinique adéquate ou « *relevant source area of pollen* » (RSAP) est définie comme la distance pour laquelle l'ajustement de la relation linéaire pollen/végétation ne peut être amélioré (Sugita, 1994). Cette distance est identifiée par la méthode du maximum de vraisemblance (« *maximum likelihood function* »). Les sous modèles ERV calculent de façon itérative la relation pollen/végétation pour différentes distances végétation/point de prélèvement pollinique. Pour chaque distance (incrément 1 m) et chaque taxon (i), deux paramètres sont estimés : la pente de la droite (α_i) et l'ordonnée à l'origine (z_i ou ω_i , en fonction du sous modèle utilisé). Ces deux paramètres renseignent respectivement sur la production pollinique et l'apport pollinique lointain du taxon i.

Le principe de la méthode du maximum de vraisemblance est d'estimer, en fonction de la distance du point central, la valeur pour chacun des paramètres qui se rapproche le plus de la vraie valeur. La fonction utilisée par le logiciel ERV-v6 (Sugita, non publié) utilise la log-vraisemblance, pour calculer la probabilité d'estimer correctement les paramètres (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). L'équation est établie de sorte que plus la probabilité est petite plus l'ajustement linéaire du couple pollen/végétation est correcte.

Une courbe des valeurs du maximum de vraisemblance (« *likelihood function scores* ») en fonction de la distance (m) permet d'apprécier l'ajustement de la relation pollen/végétation. La courbe décroît avec la distance jusqu'à obtention d'une asymptote. La distance pour laquelle l'asymptote est

atteinte signifie que l'ajustement ne peut être amélioré au-delà de cette distance et définit le rayon de la RSAP.

2.2.6.2.2 Identification du rayon de la RSAP

L'identification du point d'inflexion de la courbe est généralement définie visuellement (§ 2.2.2.1) (Bunting *et al.*, 2004, 2005) mais certains travaux ont recours à des méthodes quantitatives (Nielsen & Sugita, 2005).

La méthode, retenue pour cette thèse, repose sur une régression linéaire. Le logiciel *erv.asymptote.linear.exe* (Sugita, non publié) calcule si la pente de la courbe devient statistiquement nulle ($P = 0.05$) sur un intervalle de 100m. Par exemple, si la pente devient statistiquement nulle pour une fenêtre délimitant les distances de 234 – 334m, la RSAP sera définie pour le point moyen de cette fenêtre, soit 284m. La valeur de maximum vraisemblance pour la distance sélectionnée (284m), sera dérivée d'une moyenne des scores entre cette distance et la distance maximale du dernier relevé de végétation.

2.2.6.3 Estimation des PPE et de l'apport pollinique régional suivant les sous modèles ERV

Les sous modèles ERV ont été développés pour prédire deux paramètres : la production pollinique (α_i) et l'apport pollinique lointain (z_i ou ω_i) en se basant sur des données empiriques : données floristiques pondérées et données polliniques brutes (nombre de grains de pollen/taxon). L'estimation de ces paramètres est envisageable pour un nombre de taxons restreint, généralement la moitié du nombre de sites sélectionnés (Sugita, communication personnelle). Les taxons retenus sont ceux pour lesquels un gradient d'abondance est observé au sein des sites. Ce gradient, de faible à forte occurrence, doit être représenté à la fois dans la végétation (pourcentage de recouvrement ou valeur absolue m^2/m^2) et dans les assemblages polliniques (Parsons & Prentice, 1981, Broström, 2002). Ces taxons constituent les taxons caractéristiques du paysage montagnard jurassien.

Les sous modèles ERV, via l'utilisation du logiciel *ERV_v6* (Sugita, non publié), calculent la relation linéaire entre les deux jeux de données pour chaque distance (de 0 à 1500 m, avec un incrément d'un mètre). Suite aux calculs, l'ajustement de la relation peut être apprécié en représentant graphiquement les données polliniques versus les données floristiques. Pour le sous modèle ERV 1, les pourcentages floristiques sont ajustés (§ 1.1.2.1.3, équation 3), tandis que pour les sous modèles ERV 2 et 3, ce sont les données polliniques (en pourcentage ou en valeur absolue) qui sont transformées par les modèles (§ 1.1.2.1.3, équation 4 et 5).

La valeur des paramètres retenue pour estimer la production pollinique (la pente de la droite) et l'apport pollinique régional (ordonnée à l'origine) sera sélectionnée pour la distance de la RSAP, distance à partir de laquelle l'ajustement de la relation ne peut être améliorée. Au-delà de cette

distance, la valeur de chaque paramètre est sensée être stable. Toutefois, comme certaines variations faibles peuvent être observées, la valeur finale pour α_i et z_i (ou ω_i) sera définie par la moyenne des valeurs contenue entre la distance de la RSAP et la distance maximale des relevés de végétation. De même pour le calcul des écarts types des deux paramètres.

L'influence des sous modèles ERV et de l'indice de pondération utilisés sur les PPE est décrite dans le chapitre 5. Pour plus de détails sur la sélection des taxons et les calculs, se reporter au chapitre 5.

Chapitre 3 : Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the Western Pyrenees Mountains (France) _ A numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes

Florence Mazier, Didier Galop, Cécile Brun and Alexandre Buttler

Paper published in THE HOLOCENE, 16: 91-103 (2006)

ABSTRACT

Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the Pyrenees Mountains (France) were studied with the aim of providing a calibrated model for reconstructing past pastoral activities. The modern analogues were selected to cover the major gradients of grazing pressure and degree of openness. The vegetation was surveyed by means of the synusial integrated method, assessing the structure and the patchiness of the pastoral phytoceonoses. A correlative model (Redundancy analysis) was devised relating 61 modern pollen spectra with 37 explanatory vegetation and land-use variables. It was shown that wooded, open grazed and nitrophilous sites are clearly separated from one another and that the model can be simplified using three relevant vegetation types as explanatory variables: dry heathland, semi-open oak forest and over-grazed turf, respectively related to gradients of openness, soil richness and grazing pressure.

When reconstructing past pastoral activities with fossil pollen spectra, it is important to consider scale dependant influences of plant species. Low frequencies of well dispersed taxa such as *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Plantago lanceolata*, and *Plantago major/media* must be interpreted with care since they reflect more regional, rather than local, input into the pastoral landscape. In contrast, the simultaneous occurrence of Asteroideae, Cichorioideae, *Cirsium*-type, *Galium*-type, Ranunculaceae, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type pollen is clearly related to grazing on a local scale. Calculation of Davis indices also shows that Cichorioideae, *Galium*-type and *Potentilla*-type indicate the very local presence of the corresponding plants. These pastoral plant indicators may have a limited geographical validity, i.e. mountainous regions with crystalline bedrock, which may indeed also provide the framework for the application to fossil spectra of the modern pollen/vegetation/land-use models presented here.

Keywords: integrated synusial approach, modern pollen/vegetation/land-use relationships, pastoral indicators, numerical analyses, Western Pyrenees Mountains.

3.1 Introduction

The reliability of pollen analysis as a tool for the reconstruction of past vegetation depends on good calibration between present pollen deposition and vegetation, and on the precise understanding of how current species composition is reflected in pollen assemblages. In attempting to evaluate not only human presence but also the nature, extent and duration of human activity, it is important to be able to recognize which specific plant community or individual taxon is representative of a certain type of land use such as cultivation, pasturing, trampling, and human settlement or mowing.

The interpretation of anthropogenic activity in pollen diagrams relies on several complementary approaches. The most common approach is the “indicator species” approach, which uses the ecological characteristics of different species, especially those favored by human activity and today found mainly in human induced vegetation types (Behre, 1981, Vorren, 1986, Hicks, 1988). Another interpretation tool is the “comparative approach”: comparisons of modern and fossil pollen spectra using all taxa, therefore a community based approach (Wright, 1967). A wide range of communities/pollen assemblages is needed to increase our understanding of past landscapes and past land-use changes. In northern Europe, modern pollen assemblages and related vegetation, as well as land-use data have been used to provide a basis for numerical comparisons (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1999a, Räsänen, 2001). These studies identified pollen assemblages and taxa indicators of various human-induced vegetation types. Despite these valuable contributions to the interpretation of pollen diagrams, the pollen/vegetation/land-use relationships found in northern Europe are not necessarily applicable in other areas such as the mountainous regions of Mediterranean Europe (Court-Picon, 2005; Galop, 1998; Galop *et al.*, 2003). Many pollen diagrams from the western Pyrenees Mountains have been produced recently (Galop, 1998, Galop *et al.*, 2003), but no reconstruction of past vegetation or landscape units by means of comparisons of modern and fossil pollen spectra has been attempted so far.

Therefore, the objectives of the present study in the Pyrenees Mountains were:

- to investigate pollen representation of trees and herbs in modern pollen assemblages from characteristic vegetation types,
- to assess the major gradients in modern pollen assemblages and relate these to measured environmental variables,
- to test whether different vegetation types with their specific vegetation structure, as described by the integrated synusial approach, can be used efficiently to express the vegetation/pollen relationship,

- to establish whether various degrees of openness and grazing pressure produce significantly distinct modern pollen spectra, and to identify pollen taxa characteristics of pastoral activities.

The comparative approach requires a search for modern analogues of past landscapes and vegetation communities. Due to the elevation and the steep slopes, grazing seems to have always been the main land-use practice in the Iraty Mountains of the Basque Country. Today, farmers maintain traditional land-use practices based on transhumance from the valley to the summer pastures. The main activity is sheep raising for milk and cheese. This production system necessitates, for each shepherd and his flock, small enclosures for gathering the herd, a milking corridor, a hut for cheese production, and specific patches in summer pastures. It also calls for extensive and intensive pastures, some with forested areas and some treeless.

The modern analogues used for establishing the pollen/land-use relationship should present, as far as possible, ecological conditions similar to those prevailing in the past (Gaillard *et al.*, 1992). Moss polsters are commonly used as surface samples for local modern pollen deposition (Prentice, 1986, Hicks & Birks, 1996). They are assumed to record an average of several years of pollen deposition (Heim, 1970, Bradshaw, 1981), which is recommended since previous investigations have shown annual variation in pollen productivity (Hicks, 2001, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, Räsänen *et al.*, 2004). Moreover, the modern pollen assemblage should be a good analogue of a fossil pollen assemblage which usually covers more than one year of pollen deposition. However, contradictory views exist as to the time span of pollen deposition covered by mosses (Cundill, 1991, Räsänen *et al.*, 2004).

3.2 Methods

3.2.1 Study area and sampling design

The data presented in this study were collected within the interdisciplinary research program “Paleo-environment and dynamics of human activities in the Pyrenees Mountains” (Galop & alii, 2002). A field site for the program was selected in the Iraty Mountains in the Basque Country (western part of the Pyrenees chain in southern France) and lies between 700 and 1500 m.a.s.l. The silicate bedrock and acidic soils present there induce abundant peat deposits in small basins.

The landscape is hilly and characterized by a mosaic of vegetation types variously affected by pastoral activity. On sloping grounds the vegetation is dominated by heather moorland of *Calluna vulgaris*, *Erica sp.*, *Molinia coerulea* and patches of *Ulex europaeus* and *Pteridium aquilinum*, still used for animal litter. Some slopes, especially the steepest ones, are dominated by deciduous forest patches of beech and oak. Intensive grazed pastures are prevalent on the smooth mountain crests.

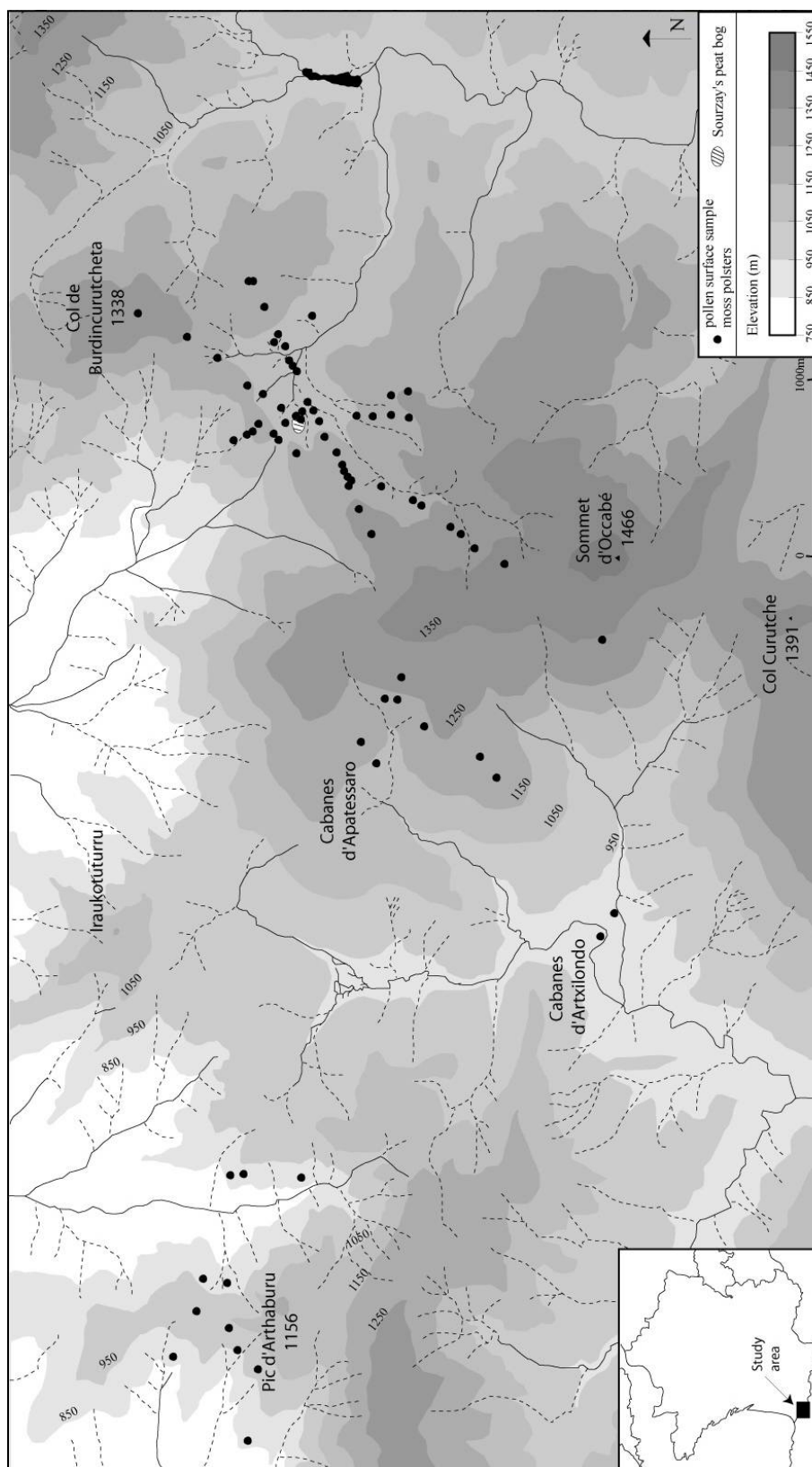


Fig.3. 1: The study area in southern France and the Iraty mountains of the Pays Basque. Location of the 71 modern analogues (dots) where pollen samples (moss polsters) and related vegetation data were collected. In the vicinity of the fossil pollen sequence (Sourzay's peat bog), the modern analogues are located along four transects with a stratification based on the degree of grazing and openness.

Our investigations focused on a small watershed centered on the topogenic Sourzay's peat bog with the aim of investigating modern pollen/vegetation and pollen/land-use relationships in a mosaic pasture-woodland landscape, and to use these relationships in the interpretation of fossil pollen records from the same area. The modern analogues were selected near the fossil sequence to assess the effect of the vegetation structure on the pollen record. For collection of the modern pollen and related vegetation data, a preferential design was selected with stratification based on degree of landscape openness and current land use along 4 axes across the watershed and centered on the fossil pollen record site (Fig.3. 1). Thus, the major relevant vegetation communities and gradients of grazing pressure, from open to forested areas were covered. The transects were chosen so as to exclude as much as possible any areas disturbed by thalwegs, streams, and human activities other than pastoral ones. Some relevant vegetation types such as grazed oak forests or enclosures were absent from the study site. The modern analogue data set was therefore completed outside the watershed.

3.2.2 Field method

3.2.2.1 Vegetation data

A set of 71 vegetation relevés from various forest types (oak, beech), heath and wet vegetation communities was collected from both grazed and un-grazed areas during the summer of 2001. Vegetation analysis was undertaken according to the integrated synusial approach (Gillet, 1994, Gillet & Gallandat, 1996, Gillet *et al.*, 2002), which is a method based on the Braun-Blanquet approach (Braun-Blanquet, 1964), but allows better structural description and characterization of plant communities in their landscape context (Fig.3. 2). This method aims at:

- describing complex vegetation structures, taking into account both horizontal and vertical heterogeneity,
- emphasizing functional and dynamic links between various constituent elements among several spatio-temporal organization levels.

Only two levels were considered in this study, those of the synusia and the phytocoenosis. The synusia is an elementary one-layered concrete vegetation unit (patch) directly linked to uniform environmental conditions. Thus every synusia is a floristically, physiognomically and ecologically homogeneous vegetation unit. In the field, several vegetation stands were divided vertically and horizontally into synusiae, each therefore undergoing sampling for a floristic relevé. The synusial relevé furnishes a semi-quantitative description, according to (Braun-Blanquet, 1964), of the species occurring in the sample patch. Synusiae are organized in space and in time within phytocoenosis, as elements of a mosaic or a zoning of stratal communities (Gillet & Gallandat, 1996). Thus, a phytocoenosis is a complex of synusiae (herb, shrub and tree synusiae), functionally strongly linked in both space (mosaics, stratification) and time. A phytocoenotic relevé also furnishes a semi-quantitative

description of the synusiae observed in a concrete phytocoenosis. The investigated sites presented homogeneous vegetation (floristically and structurally) on a minimal surface of 100 m² (not necessarily a square) which was the surveyed surface for each phytocoenosis. Vascular plant nomenclature follows (Tutin *et al.*, 1964-1980).

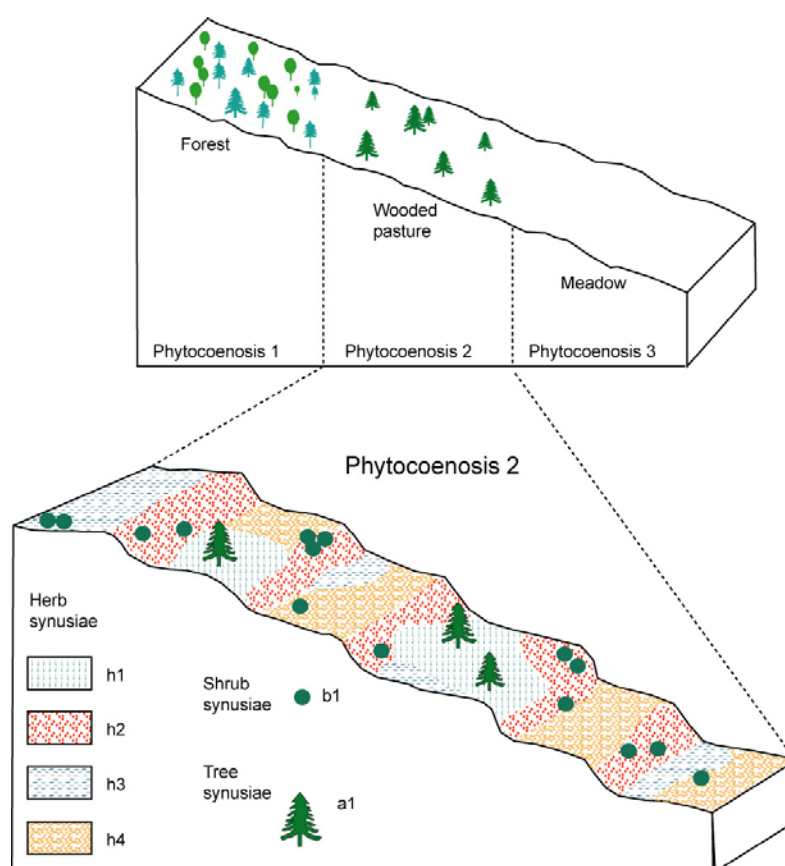


Fig.3. 2: Schematic representation of the two integration levels used for vegetation description, according to the integrated synusial method (adapted from Gillet and Gallandat, 1996)

3.2.2.2 Sampling of moss polsters

In the present study, moss polster samples were taken down to but not including the soil, and collected at the end of the flowering season, September 2001 (Räsänen *et al.*, 2004). Moss species vary from site to site, but whenever possible species producing dense life forms were chosen (Boyd, 1986). For the wet sites, *Sphagnum* sp. was the only available species and the upper green part (the four first cm) was collected.

For each phytocoenosis, and on the entire surface of the vegetation relevé, ten mosses were sampled and mixed together into one sample per site (Gaillard *et al.*, 1992).

3.2.2.3 *Environmental variables*

The sampling sites were classified into categories according to the degree of grazing, dunging and trampling pressure, assessed as the proportion of the surveyed surface showing signs of recent cattle activity. On an ordinal scale, classes ranged from 0 to 3 as follows: 0) no pressure, 1) pressure < 5% of the surface, 2) pressure between 5-50% of the surface, 3) pressure > 50% of the surface. Livestock type (absence/presence nominal variable) was also taken into account, designated as sheep, horse, cow or pig, since livestock in this region was not mixed for all 71 sites. The altitude, slope (quantitative variables), aspect, nature of bedrock (absence/presence nominal variable) were measured or identified for each phytocoenosis. The aspect was transformed into a quantitative variable based on a trigonometric measure for both the north and east scales (e.g. for the N-NE aspect the measure on the north scale was $\sin 67.5 = 0.92$ and on east scale $\cos 67.5 = 0.38$). In order to investigate how variation in the pollen data might be explained by the main gradients in the vegetation data, phytocoenosis typology was used, providing explanatory qualitative variables. Each plant community, 13 in all, was expressed as a presence/absence nominal variable.

For each phytocoenosis, mean soil depth (10 measures taken, randomly spread over the surveyed surface) was measured and soil samples were taken from the top 10 cm of soil, which corresponded to the A horizon, homogenized and pooled into one sample per surveyed surface (Gaillard *et al.* 1992, 1997). A subsample was then air dried. The fraction (%) of coarse material (> 2 mm) was determined by the sieving procedure. The fresh sample was used for pH (KCL) and pH (H₂O) measurements. Organic matter (%), derived from the ash content, and total N (%) were analyzed. These classical methods followed standard procedures (Anderson and Ingram, 1993). The water holding capacity was obtained by saturating the soil sample over 96 hours, removing the excess water by filtration and oven drying the sample. The potential water content (% of dry soil) was obtained by the weight difference between saturated and dry soil.

Altogether, 37 explanatory variables were recorded and divided into five general categories: edaphic, geologic, geomorphologic, land-use, and vegetation variable types.

3.2.3 *Laboratory methods*

Moss samples were treated according to standard procedures (Faegri & Iversen, 1989) by boiling in 10% NaOH for 45 minutes, sieving, treating with 40 % HF (to digest fine silica), ZnCl₂ (to eliminate clay material), and acetolysis (1 part H₂SO₄ and 9 parts acetic anhydride, heated in water bath for 8 min). Samples were mounted in glycerol, and pollen were identified to the most precise taxonomic level as possible, using pollen keys (Faegri & Iversen, 1989, Moore *et al.*, 1991, Reille, 1992-98).

As the focus of this study is the effect of the vegetation structure on the pollen assemblages, pollen from trees, dwarf-shrubs and herbs were thus included in analysis. A minimum of 400 pollen grains was counted per sample, and a total of 111 pollen and spore taxa were recorded. Moreover, as one of the main goals was to investigate the plant-pollen relationships on a local scale, some taxa were excluded from the pollen sum. Only pollen taxa of plants potentially present in the flora of the region were included in analysis. For example, pollen of *Olea* was excluded and considered exogenous as it comes from cultivated areas in Spain, far from the study area. The calculation sum, used to obtain percentages of the pollen taxa in numerical analyses, excludes exogenous and aquatic taxa as well as fern spores. All in all, 28 taxa were excluded. Thus, the modern pollen data set consists of 71 samples and 85 pollen taxa.

3.2.4 Data analysis

3.2.4.1 Vegetation typology

The vegetation was described through examination of 71 phytocoenotic relevés and 256 synusial relevés among these phytocoenoses. Synusial typology was first carried out, based on the comparison and classification of the synusial relevés using floristic-statistical tools to identify syntaxa (typological units of this organization level). These tools combine step by step various applications such as ordinations and clustering using different options of the package MULVA-5 (Wildi & Orloci, 1996). The analytical procedure was performed separately on the data of each layer, herb, shrub and tree. The optimal number of groups of relevés and species was determined by comparing the results of the various classifications using criteria such as concentration analysis and contingency coefficient provided in the package. The phytocoenotic relevés were compared using the same numerical tools and classified into coenotaxa (typological units of this organization level).

3.2.4.2 Association and representation indices

In order to understand the pollen-plant relationships at the taxonomic level used for pollen analysis, plant taxa were grouped according to pollen morphological types. For the vegetation, the species list was first derived from all the synusial relevés included in each phytocoenotic relevé. Taxa occurring only as plants, or only in the pollen assemblages were excluded from the calculation of the Davis indices of association (A), under-representation (U) and over-representation (O) (Davis, 1984, Hjelle, 1997, Bunting, 2003). These indices are based on presence-absence data of the taxon list and are defined as follows:

$$A = B_0 (P_0 + P_1 + B_0)^{-1}$$

$$U = P_1 (P_1 + B_0)^{-1}$$

$$O = P_0 (P_0 + B_0)^{-1}$$

Where B_0 = number of samples in which both the pollen type and its associated plant are present, P_0 = number of samples in which the pollen type is present in the surface sample but not the plant taxa, and P_1 = number of samples in which the pollen type is not present in the surface sample but the plant taxa is present in the vegetation.

Ordination by principal component analysis (PCA) was used to display the relationship between the calculated indices (A, U, O as descriptors) and the pollen taxa (objects). PCA used a covariance matrix with the eigenvectors adjusted by variance. The taxa were then classified into groups using agglomerative hierarchical clustering with proportional-link linkage, and a connection of 0.7. Euclidian distance was used. PCA and cluster analysis were implemented respectively by the CANOCO program for Windows 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998) and Progiciel R (Casgrain & Legendre, 2001).

3.2.4.3 *Pollen/vegetation/environment relationships*

Direct gradient analyses were considered appropriate for exploration and testing patterns of modern pollen variation in relation to environmental and anthropogenic explanatory variables. The fitting model depends on whether the pollen taxa respond roughly linearly to gradients (linear response), or perform best around some environmental optima (unimodal response) (Ter Braak & Smilauer, 1998). Preliminary Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) showed that this data set has a gradient length of 1.309 standard deviation units of species turnover (SD). This implied that linear-based methods of data analysis such as Redundancy analysis (RDA) were suitable in this case (Ter Braak & Prentice, 1988).

RDA attempts to explain pollen taxa responses by ordination axes that are constrained to be linear combinations of the 37 explanatory variables available, including the 13 coenotaxa (vegetation communities). Thirteen pollen taxa present only once in the 71 pollen assemblages were omitted. The pollen percentage data was log-transformed ($\ln(a y + c)$ with $a=1$ and $c=1$) and double-centered. Forward selection and Monte Carlo test with 999 unrestricted permutations were run to check statistical significance and to select the best explanatory variables for further analysis. The permutation tests were later applied to the canonical axes.

First, the investigated matrix contained the pollen data set and 37 independent variables from 71 modern analogues. In preliminary RDA, pollen assemblages from enclosures and wetland communities were clearly separated from the remaining sites, but were also clearly different from fossil spectra (included passively) (Mazier *et al*, unpublished data, 2005). These sites contained some characteristic taxa in large proportion and their assemblages were quite different from the other plots, causing a long gradient in the ordinations, which resulted in a poor separation of the other samples. Ten sites and consequently two explanatory variables were therefore omitted for further RDA,

resulting in the use of 61 sites, 73 pollen taxa and 35 environmental variables, of which 13 were retained for their significance, the others being passively presented in the ordination diagrams (or given as covariable).

Three main predictor variables, three vegetation groups, which had the best correlation with the first three ordination axes, were used for more precise analyses. In order to define the weight of each taxon for these three nominal variables, separate RDA was performed on each one. The species scores on the first canonical axis of each analysis were then considered descriptors in a new ordination using Principal Component Analysis (PCA). PCA used a covariance matrix with the eigenvectors adjusted to the square root of their variance, divided by the standard deviation (symmetric scaling $\sqrt{\lambda_h/s_i}$).

All ordination analyses were implemented by the CANOCO program for Windows 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998) and diagrams constructed by Progiel R (Casgrain & Legendre, 2001) and refined by Illustrator 10.

3.3 Results

3.3.1 Phytocoenosis typology

The numerical analysis of the 256 synusial relevés resulted in 21 syntaxa (cluster group): 4 within trees, 3 within shrubs and 14 within the herb layer (Table 3. 2 presents the species composition for the herb syntaxa). The comparison and the classification of the 71 phytocoenotic relevés made it possible to identify 13 coenotaxa (Table 3. 1) divided into two main groups: anthropogenic (4) and “natural” communities (9). These plant communities can be ordered along a gradient of anthropogenic influence and degree of openness. Here, we describe only the three main coenotaxa, which are found as significant explanatory variables in the redundancy analysis.

Coenotaxon N°2 occurs mainly on small areas and reflects a community type composed of two herb syntaxa. The syntaxon H4 (*Rumex acetosella* – *Galium saxatile*) is correlated with intense livestock activity inducing areas of urination and defecation, as well as bare soil areas. The vegetation of the patch presents a short and sparse canopy dominated by *Rumex acetosella* and *Galium saxatile*. The other syntaxon **H3** (*Trifolium repens* – *Poa annua*) reflects grazed dense vegetation. This short grass patch is dominated by grazed-area species such as *Poa annua*, *Trifolium repens*, *Stellaria media* ssp. *media* and *Cerastium fontanum* ssp. *fontanum*. Coenotaxon N°2 depends directly on the daily routine of the livestock, mainly sheep, and presents a high pastoral value. This over-grazed community is often found on mountain crests.

Coenotaxon N°7 describes large areas of dry mountain-slope heathland, composed of seven syntaxa. The principal syntaxa are **H9** (*Ulex europaeus* – *Calluna vulgaris*), **H5** (*Potentilla erecta* – *Agrostis curtisii*) and **H14** (*Pteridium aquilinum* – *Agrostis curtisii*). This high-altitude community

presents heathland species, with a dominance of *Agrostis curtisii*, *Potentilla erecta*, *Danthonia decumbens*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Ulex europaeus*, *Erica vagans*, *Erica cinerea*, *Erica tetralix* and *Pteridium aquilinum*. Its species composition is closely related to coenotaxon N°6, which includes H8 in addition (*Calluna vulgaris*-*Vaccinium myrtillus*), and results from colonization by *Ulex europaeus* and *Pteridium aquilinum*, induced through a decrease in grazing pressure.

Coenotaxon N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Number of phytocoenotic relevés	3	3	3	4	6	9	15	4	6	7	6	4	1
H 2 <i>Rumex obtusifolius</i> - <i>Poa annua</i>	V:4												
H 1 <i>Urtica dioica</i> - <i>Cirsium palustre</i>	V:3												
H 3 <i>Trifolium repens</i> - <i>Poa annua</i>		V:3							r:2				
H 4 <i>Rumex acetosella</i> - <i>Galium saxatile</i>		V:4	V:4	V:2			r:4						
H 13 <i>Juncus effusus</i> - <i>Agrostis capillaris</i>		r:4		V:4							r:4		
H 11 <i>Viola palustris</i> - <i>Parnassia palustris</i>					V:3								
H 12 <i>Juncus acutiflorus</i> - <i>Eriophorum angustifolium</i>					V:4								
H 10 <i>Molinia coerulea</i> - <i>Erica tetralix</i>					IV:2								
H 8 <i>Calluna vulgaris</i> - <i>Vaccinium myrtillus</i>				r:4		II:4	r:4	III:4	r:2	r:3			
H 5 <i>Potentilla erecta</i> - <i>Agrostis curtisii</i>						V:4	V:3			r:2		IV:3	
H 9 <i>Ulex europaeus</i> - <i>Calluna vulgaris</i>							V:3					V:3	
H 14 <i>Pteridium aquilinum</i> - <i>Agrostis curtisii</i>			r:5	r:3		r:2	I:4	V:4					
H 6 <i>Vaccinium myrtillus</i> - <i>Deschampsia flexuosa</i>						r:3	r:4	V:2	V:2	V:2	r:1	III:2	V:2
A 15 <i>Fagus sylvatica</i>									V:4	V:3	V:3		
B 19 <i>Fagus sylvatica</i>										V:2	IV:3		
H 7 <i>Oxalis acetosella</i> - <i>Deschampsia flexuosa</i>											V:2		
A 16 <i>Quercus robur</i> - <i>Fagus sylvatica</i>						r:2						III:2	
A 17 <i>Quercus robur</i>												III:2	
B 21 <i>Quercus robur</i> - <i>Fagus sylvatica</i>							r:1					r:3	
B 20 <i>Fagus sylvatica</i> - <i>Abies alba</i>													V:3
A 18 <i>Fagus sylvatica</i> - <i>Abies alba</i>													V:4

Table 3. 1: Synthetic presentation of the elementary coenotaxa that constitute the Iraty mountains pastoral landscape. Each coenotaxon (CoeE) is described by a list of syntaxa, numbered according to Table 3. 2 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** for the herbs layers (H: 1-14); the tree (A: 15-18) and shrub (B: 19-21) syntaxa are not presented in details (see explanation in Table 3. 2). The dominant SyE are listed (grey colour). The coenotaxa are: CoeE 1: cattle enclosure; CoeE 2: over-grazed lawn; CoeE 3: over-trampled lawn; CoeE 4: grazed wet vegetation; CoeE 5: mire vegetation; CoeE 6: heathland; CoeE 7: encroached heathland; CoeE 8: fern fallow; CoeE 9: open beech forest; CoeE 10: semi-open beech forest; CoeE 11: dense beech forest; CoeE 12: semi-open oak forest. CoeE 13, isolated site

Syntaxon N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Number of Synusial relevés	4	5	5	18	50	32	6	9	21	8	6	5	6	11
<i>Urtica dioica</i>	V:2	r:+												
<i>Cirsium eriophorum</i>	IV:2	r:2			r:+									
<i>Cirsium palustre</i>	V:2										r:+	r:1		
<i>Cirsium vulgare</i>	IV:2										r:1			
<i>Rumex obtusifolius</i> ssp. <i>obtusifolius</i>		V:1		r:1										
<i>Taraxacum officinale</i>		V:1	r:+	r:+	r:+						r:r			
<i>Ranunculus repens</i>		V:2												
<i>Achillea millefolium</i> ssp. <i>millefolium</i>		IV:1												
<i>Cynosurus cristatus</i>		IV:2												
<i>Lolium perenne</i>	r:+	IV:2	r:+											
<i>Holcus lanatus</i>		III:2												
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		III:+												
<i>Plantago lanceolata</i>		III:1	r:+	r:1										
<i>Stellaria media</i> ssp. <i>media</i>	r:1	V:2	V:1	II:2	r:+		r:1							
<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>fontanum</i>	r:+	V:1	V:2	IV:2	r:+	r:2								
<i>Trifolium repens</i>	r:+	V:2	III:2	III:2		r:1		r:2			II:2			
<i>Poa annua</i>		V:2	V:3	III:2	r:+	I:2	II:2							
<i>Rumex acetosella</i>		II:+		V:2	r:2	I:2		r:3						
<i>Danthonia decumbens</i>			r:+	I:1	V:2				r:1	II:1	II:2	r:+		r:+
<i>Galium saxatile</i>		r:1	r:1	V:2	V:2	IV:2	IV:2	r:3	r:2	II:2	r:2			
<i>Agrostis curtisii</i>				III:2	V:2	III:2	III:1		r:3			r:+	r:1	II:3
<i>Potentilla erecta</i>		II:+		IV:1	V:2	II:1			r:1	V:2	V:2			
<i>Carex flacca</i>				II:1	V:2	IV:2	II:2	r:2	I:1	r:1	IV:1			
<i>Deschampsia flexuosa</i>		r:1	I:1	II:1	V:3	V:2	r:2	r:2		r:2	IV:1	II:1	II:2	
<i>Fagus sylvatica</i> H.				r:+	III:1	II:2		r:+		r:r			r:3	
<i>Vaccinium myrtillus</i>			I:+	II:2	IV:2	IV:2	V:3	III:1		r:+				
<i>Oxalis acetosella</i>						V:3								
<i>Calluna vulgaris</i>				II:+	I:1		V:3	V:2	IV:2	IV:1				r:5
<i>Ulex europaeus</i>				r:+				V:3						
<i>Erica vagans</i>				I:1	r:2		r:+	V:2						
<i>Erica cinerea</i>			r:+		r:1		r:+	IV:2						
<i>Erica tetralix</i>				I:1			III:2	V:2	V:2	IV:2				
<i>Molinia caerulea</i> ssp. <i>caerulea</i>				III:2				r:2	V:2	IV:2	IV:2			
<i>Viola palustris</i> ssp. <i>palustris</i>										V:2				
<i>Parnassia palustris</i>									r:2	V:2				
<i>Narthecium ossifragum</i>				r:+					II:2	IV:2				
<i>Juncus acutiflorus</i>										II:1	V:3			
<i>Eriophorum angustifolium</i>										IV:2	II:2	IV:2		
<i>Carex echinata</i>										IV:2	III:1	III:2		
<i>Carum verticillatum</i>				I:+	I:+					III:+	V:1	II:2		
<i>Wahlenbergia hederacea</i>					r:1					II:1	III:2			
<i>Juncus effusus</i>	III:2		II:+			r:+	r:2			r:1	II:+	III:2	V:5	II:3
<i>Agrostis capillaris</i>	III:2	V:2	V:2	V:2	III:2	V:2	III:2	II:1		II:2	III:1	IV:2	III:1	II:2
<i>Pteridium aquilinum</i>			II:+	r:+	I:1	II:2			r:1				r:3	V:4

Table 3. 2: Synthetic presentation of the herb synusial elementary syntaxa (SyE) of the Iraty Mountains pastoral landscape. Names are given according to the main featuring species (grey bars). Each elementary syntaxon is described by a specific list of species (differential species in grey). Only the differential species are listed among the 135 species inventoried. Relative frequency (RF) classes are indicated for each species in each syntaxon; r: species represented in less than 10% of the relevés or in a single relevé; I: 10% ≤ RF ≤ 20%; II: 20% ≤ RF ≤ 40%; III: 40% < RF ≤ 60%; IV: 60% < RF ≤ 80%; V: RF > 80. Mean abundance-dominance values are also indicated according to the Braun-Blanquet scale. The syntaxa are: H1: *Urtica dioica*-*Cirsium palustre*; H2: *Rumex obtusifolius*-*Poa annua*; H3: *Trifolium repens*-*Poa annua*; H4: *Rumex acetosella*-*Galium saxatile*; H5: *Potentilla erecta*-*Agrostis curtisii*; H6: *Vaccinium myrtillus*-*Deschampsia flexuosa*; H7: *Oxalis acetosella*-*Deschampsia flexuosa*; H8: *Calluna vulgaris*-*Vaccinium myrtillus*; H9: *Ulex europaeus*-*Calluna vulgaris*; H10: *Molinia caerulea*-*Erica tetralix*; H11: *Viola palustris*-*Parnassia palustris*; H12: *Juncus acutiflorus*-*Eriophorum angustifolium*; H13: *Juncus effusus*-*Agrostis capillaris*; H14: *Pteridium aquilinum*-*Agrostis curtisii*.

Coenotaxon N°12 corresponds to open oak forest with a low and sparse canopy. This community includes three herb syntaxa (**H5**, **H9** and **H6** (*Vaccinium myrtillus* – *Deschampsia flexuosa*)), one shrub (**B21**) and two tree syntaxa (patches of oak trees alone (**A17**), and mixed beech and oak (**A16**)). The herb vegetation is dominated by *Agrostis curtisii*, *Potentilla erecta*, *Calluna vulgaris*, *Ulex europaeus*, *Deschampsia flexuosa* and *Vaccinium myrtillus*. This coenotaxon corresponds to poor soils on slopes outside the Sourzay watershed.

3.3.2 Association and representation indices

Only 32 taxa were found both as plants and as pollen in one or more phytocoenoses. The relationships between the different taxa and the calculated indices are summarized in the PCA scatter plot (Fig.3. 3). The first axis explains 55.9% of the index variation, and is strongly related to the presence of both pollen and corresponding plants (e.g. Poaceae, Cyperaceae). It separates strongly associated taxa, plants and pollen present in over 65% of the samples (*Galium*-type and *Potentilla*-type), from unassociated taxa occurring infrequently in the vegetation and pollen rain (e.g. Rosaceae, *Rumex obtusifolius*). The second axis captures 40.1 % of the variation and differentiates over-represented taxa, most often found only as pollen (e.g. *Abies*, *Quercus* tot, *Urtica dioica*, Brassicaceae and *Plantago lanceolata*), from under-represented taxa often found only as plants (e.g. *Sorbus*, *Polygala*, *Erica tetralix*).

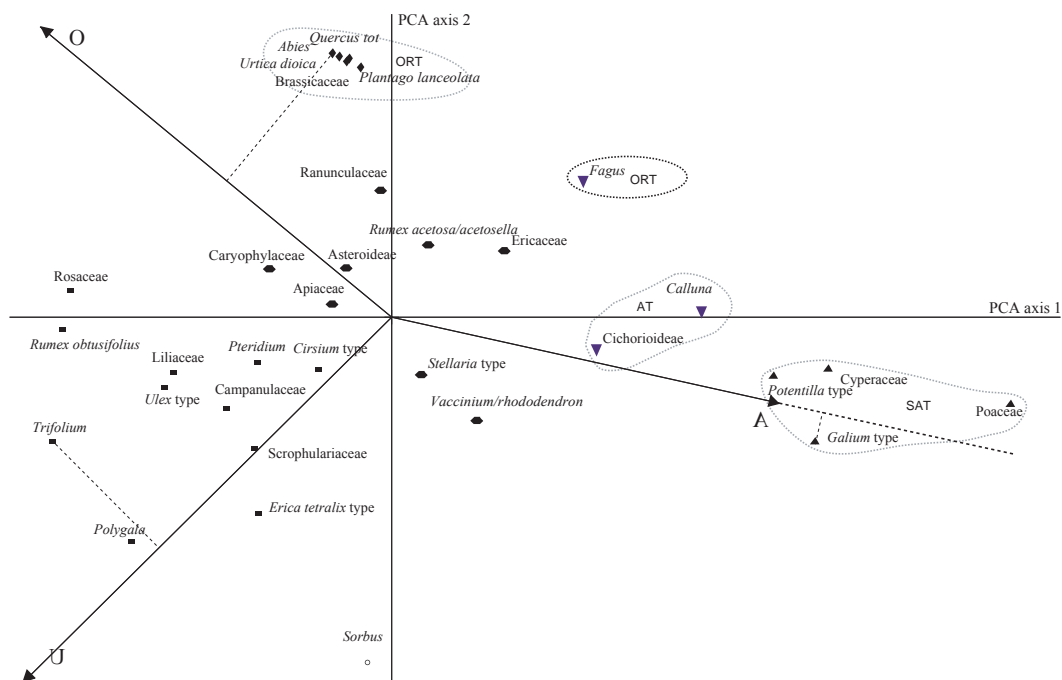


Fig.3. 3 : Principal Component Analysis (PCA) using Davis's indices of association (A), under-representation (U), and over-representation (O) (Davis, 1984). Groups according to the clustering are indicated with different symbols: 1:◆; 2:●; 3:▼; 4:■; 5:▲.The eigenvalues of the first three principal component axes are 0.135 (55.9%), 0.099 (40.9%) and 0.008 (3.2%), respectively.

Good agreement is found in the results of the two methods, ordination and classification, with strongly associated taxa of group 5 and associated taxa of group 3 on the right-hand side of the first axis. Group 1 clearly indicates over-represented taxa on the positive side of the second axis. Group 2 is centered and represents weakly associated types with low A values and relatively high U and O values. Group 4 constitutes a mixed group with unassociated, under-represented and weakly associated types. Table 3. 3 summarizes the calculated indices for selected taxa in this study and also in previous ones, based on the classification of Bunting (2003).

3.3.3 Pollen/vegetation/environment relationships

Redundancy analysis (RDA) was used to describe the major gradients in the modern pollen assemblages and to relate these patterns to the environmental and anthropogenic variables. This correlative model also tests whether different degrees of openness and grazing pressure produce statistically distinct modern pollen spectra.

Among the 37 explanatory variables, 14 contribute significantly to the correlative model, using forward selection and Monte Carlo permutation tests ($P \leq 0.05$, 999 permutations). Pudding rock, mainly represented in some places of our study area, was found significant. This variable was considered to be a covariable as we did not want to interpret its effect. Therefore, a partial RDA ordination diagram of 61 pollen assemblages and 13 explanatory variables such as vegetation units and other environmental variables was performed (Fig.3. 4).

Axis 1 shows a clear gradient from open-land to forest vegetation types. It contrasts open land such as CoeE n°7, usually treeless dry heathland, with wooded sites, such as more or less open beech forest. CoeE n°7 and the North are respectively correlated, negatively ($r = -0.42$), and positively ($r = 0.47$), to axis 1. Indeed, beech forests, represented by CoeE n°9, 10 and 11 included as passive variables, are generally found on northern slopes. Axis 2 appears to represent a soil richness gradient, and is positively linked with loss on ignition and total N ($r = 0.40$ and 0.36 respectively), whereas the vegetation type CoeE n°12, oak forest on poor soils, presents a negative correlation ($r = -0.37$). Thus, axis 2 contrasts the nitrophilous features of an over-trampled community (CoeE n°3) with oak forest. Axis 3 better expresses a grazing pressure gradient with sites intensively grazed and trampled on the positive side on the axis. CoeE n°2, an over-grazed community, is strongly linked with axis 3 ($r = 0.50$) and correlated to pastoral activities (grazing and trampling). On the negative side of axis 3, sites from CoeE n°7 and 12 are related to low grazing pressure.

The investigated vegetation types represent the major relevant gradients in the modern pollen data. The first three axes respectively correspond to CoeE n°7 (dry heathland), CoeE n°12 (semi-open oak forest) and CoeE n°2 (over-grazed community). These vegetation units are clearly related to the degree of openness, soil richness and grazing pressure, respectively. Therefore, in an attempt to identify indicator taxa for each of these three ecological trends, these coenotaxa were used

individually as main predictors in partial RDA. The resulting species scores were further considered variables in a principal component analysis (PCA).

Pollen taxon	A	U	O	Bunting, 2003	Hjelle, 1997
Unassociated types (UT)					
<i>Anagallis</i>	0.00	1.00	1.00		
<i>Centaurea jacea/nigra</i>	0.00	1.00	1.00		
Fabaceae	0.00	1.00	1.00	UT	
<i>Ilex</i>	0.00	1.00	1.00		
Labiatae	0.00	1.00	1.00		
<i>Lotus</i> type	0.00	1.00	1.00		WAT
<i>Parnassia</i> type	0.00	1.00	1.00		
<i>Plantago major/media</i>	0.00	1.00	1.00	no plant	WAT
Strongly associated types (SAT)					
Poaceae	0.96	0.01	0.03	SAT	SAT
Cyperaceae	0.73	0.10	0.20	AT	
<i>Galium</i> type	0.72	0.22	0.10	Rubiaceae ORT	AT
<i>Potentilla</i> type	0.67	0.16	0.23	SAT	AT
Associated types (AT)					
<i>Calluna</i>	0.58	0.12	0.38	SAT	ORT
Comp. SF Cichorioideae	0.48	0.27	0.41		SAT
Over-represented types (ORT)					
Abies	0.04	0.00	0.96		
<i>Urtica dioica</i>	0.05	0.00	0.95	no plant	no plant
<i>Plantago lanceolata</i>	0.06	0.00	0.94	ORT	SAT
Brassicaceae	0.06	0.00	0.94	no plant	WAT
<i>Quercus</i> tot.	0.08	0.00	0.92		
<i>Fagus</i>	0.38	0.00	0.62		
Under-represented types (URT)					
<i>Sorbus</i>	0.11	0.89	0.00		
Weakly associated types (WAT)					
<i>Polygala</i>	0.03	0.97	0.50	no pollen	URT
<i>Trifolium</i>	0.06	0.93	0.80		SAT (<i>Trifolium repens</i> type)
<i>Erica tetralix</i> type	0.16	0.82	0.44		SAT
<i>Rumex obtusifolius</i>	0.05	0.75	0.95	ORT (<i>Rumex</i>)	no plant
Scrophulariaceae	0.19	0.74	0.57		
<i>Ulex</i> type	0.14	0.74	0.77		
Campanulaceae	0.18	0.71	0.67		AT
Liliaceae	0.14	0.71	0.78	no plant	
Rosaceae	0.02	0.67	0.98		
<i>Pteridium</i>	0.20	0.61	0.71	WAT	WAT
<i>Cirsium</i> type	0.25	0.56	0.64	WAT	WAT
<i>Vaccinium/Rhododendron</i>	0.38	0.49	0.41	SAT (<i>Vaccinium</i> type)	WAT (<i>Vaccinium</i> type)
<i>Stellaria</i> type	0.33	0.47	0.53		
Apiaceae	0.23	0.44	0.71	ORT	SAT
Caryophyllaceae	0.16	0.44	0.81	no plant	
Comp. SF Asteroideae	0.23	0.37	0.74		AT (<i>Achillea</i> type)
<i>Rumex acetosa/acetosella</i>	0.28	0.25	0.69	ORT (<i>Rumex</i>)	SAT
Ranunculaceae	0.20	0.20	0.79	ORT (<i>Ranunculus acris</i> type)	SAT (<i>Ranunculus acris</i> type)
Ericaceae	0.35	0.19	0.61		

Table 3. 3 : Indices of association and representation from three different studies (this study, Bunting, 2003 and Hjelle, 1997) based on the classification of Bunting (2003). Indices of association (A), over-representation (O) and under-representation (U) for taxa present in both plant and pollen data sets. Strongly associated types: $A > 65\%$; Associated types: $50\% < A < 65\%$; Over-represented types: low A values, high O values and U = 0; Weakly associated types: low A values and relatively high values for both U and O; Unassociated types: A = 0 and high O and U values.

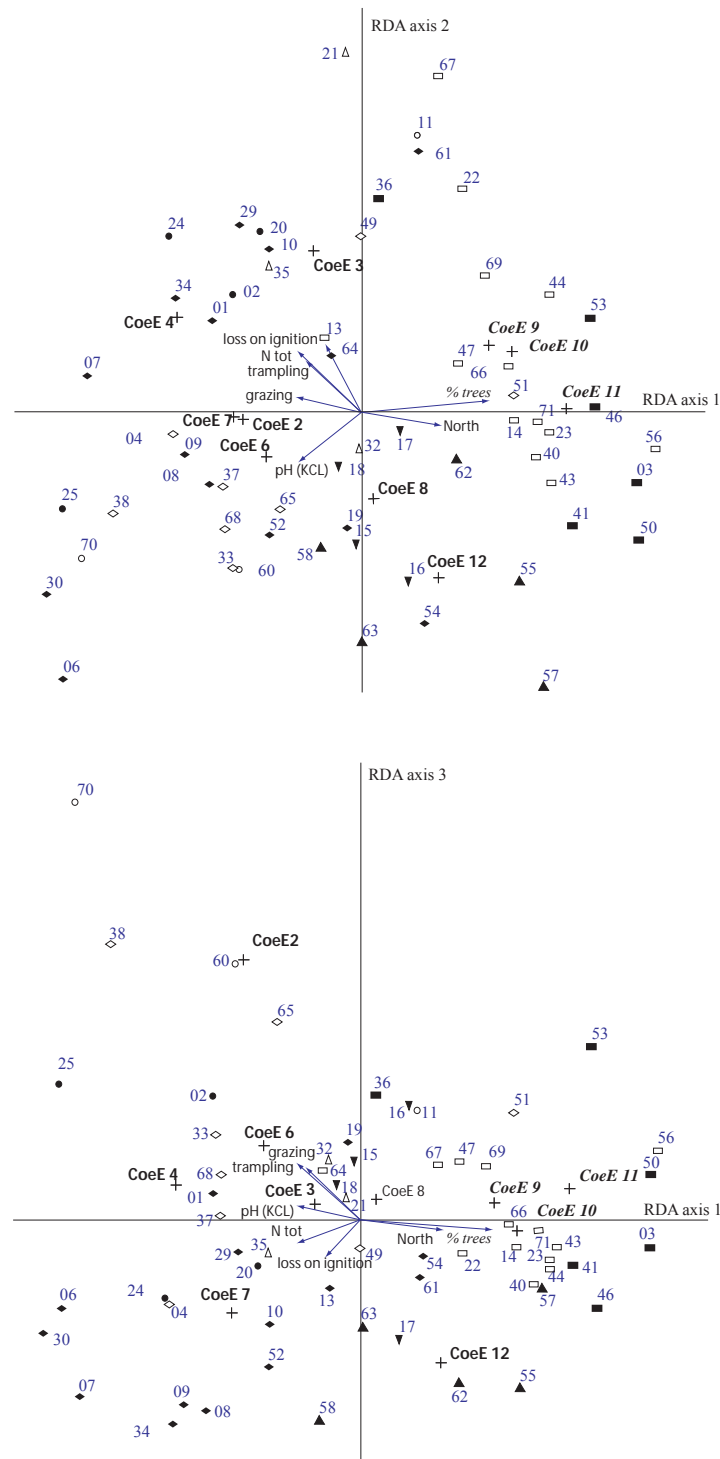


Fig.3. 4: Redundancy analysis (RDA) of the modern pollen assemblages, using 13 explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (crosses) and quantitative variables with arrows), four passive variables (italic) and 61 pollen samples (points). The three first axes explain respectively 17.9, 6.2 and 5.4% of the total variation in the modern pollen data, and are all significant ($P < 0.001$ after 999 permutations). The vegetation types, i.e. elementary Coenotaxa (CoeE) are: \circ : CoeE2, Δ : CoeE3, \bullet : CoeE4, \diamond : CoeE6, \blacklozenge : CoeE7, \blacktriangledown : CoeE8, \square : CoeE9/10, \blacksquare : CoeE11, \blacktriangle : CoeE12. a) Sites scores and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Site scores and environmental variables on RDA axes 1 and 3.

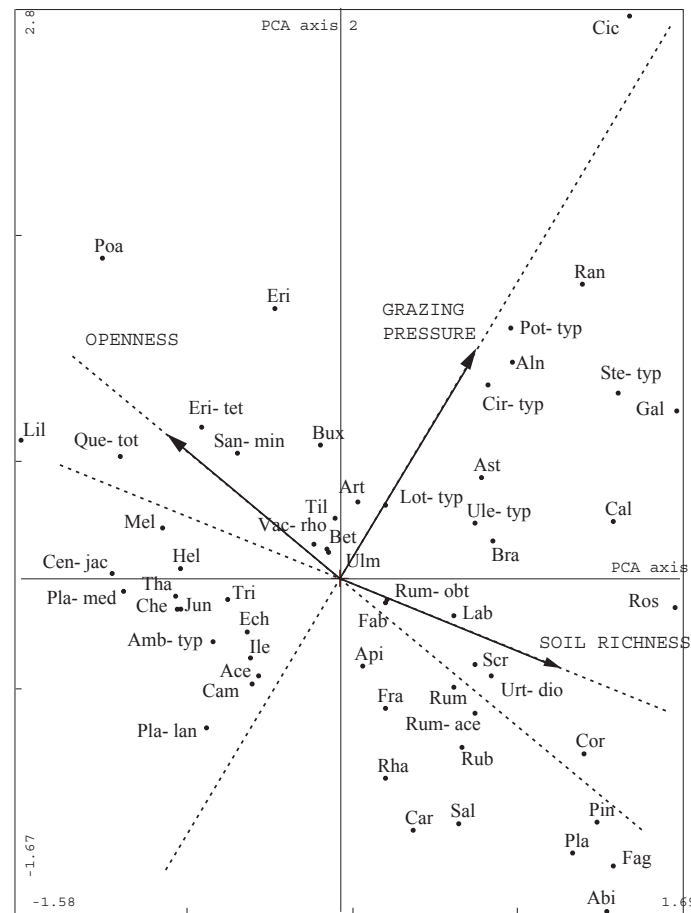


Fig.3. 5 : Principal Component Analysis (PCA) using the scores of a separate RDA with coenotaxa CoeE n°7 (dry heathland), indicative of vegetation openness, CoeE n°12 (semi-open oak forest), indicative of low soil richness, and CoeE n°2 (over-grazed community), indicative of high grazing pressure. Axis 1 and 2 represent 85% of the total variance. Abbreviations: Abi: *Abies*, Ace: *Acer*, Aln: *Alnus*, Amb-typ: Ambrosia type, Api: Apiaceae, Art: *Artemisia*, Ast: Asteroideae, Bet: *Betula*, Bra: Brassicaceae, Bux: *Buxus*, Cal: *Calluna*, Cam: Campanulaceae, Car: Caryophyllaceae, Cen-jac: *Centaurea jacea*, Che: Chenopodiaceae, Cic: Cichoriodeae, Cir-typ: *Cirsium*-type, Cor: *Corylus*, Ech: *Echium*, Eri: Ericaceae, Eri-tet: *Erica tetralix*, Fab: Fabaceae, Fag: *Fagus*, Fra: *Fraxinus*, Gal: *Galium*-type, Hel: *Helianthemum*, Ile: *Ilex*, Jun: *Juncus*, Lab: Labiateae, Lil: Liliaceae, Lot-typ: *Lotus*-type, Mel: *Melampyrum*, Poa: Poaceae, Pla: *Plantago*, Pla-lan: *Plantago lanceolata*, Pla-med: *Plantago major/media*, Pin: *Pinus*, Que-tot: *Quercus* total, Pot-typ: *Potentilla*-type, Ran: Ranunculaceae, Rha: *Rhamnus*, Rub: Rubiaceae, Rum: *Rumex*, Rum-ace: *Rumex acetosa/acetosella*, Rum-obt: *Rumex obtusifolius*, Ros: Rosaceae, Sal: *Salix*, San-min: *Sanguisorba minor*, Scr: Scrophulariaceae, Ste-typ: *Stellaria*-type, Til: *Tilia*, Ule-typ: *Ulex*-type, Ulm: *Ulmus*, Urt-dio: *Urtica dioica*, Vac-rho: *Vaccinium/Rhododendron*.

In the ordination diagram (Fig.3. 5), Ericaceae, *Erica tetralix*, *Sanguisorba minor*, associated to Poaceae, are positively linked with the degree of openness. As expected, *Fagus* and *Pinus* are related to forested sites. *Abies* and *Plantago* sp are also correlated to forested sites and soil richness (more obvious on the plots of axes 1 and 3). The taxon *Potentilla*-type occurs mainly in wet conditions

with Apiaceae. Other data show that *Potentilla*-type and Apiaceae are mainly found in the peatbogs (Mazier *et al.*, unpublished data, 2005).

Cichorioideae, Ranunculaceae, *Stellaria*-type, *Cirsium*-type, *Galium*-type and Asteroideae, are connected with the grazing pressure, whereas Chenopodiaceae, *Plantago lanceolata* and *Plantago major/media* are negatively correlated to grazing pressure.

Urtica dioica, *Rumex*, Scrophulariaceae, and Rubiaceae are associated with soil richness. Several taxa are found close to the axes origin, such as *Rumex obtusifolius*, *Artemisia*, *Betula*, *Vaccinium-Rhododendron*, *Lotus*-type and Fabaceae. This suggests that these pollen taxa have little relationship to the measured variables represented by the three selected coenotaxa. Indeed, they are commonly recorded in low abundance in most of the sites, and thus are not characteristic of the investigated vegetation types.

3.4 Discussion

3.4.1 Herb and tree pollen representation

The indices of Davis A, O and U provide some basic information on the general pollen-vegetation relationships of the mosaic vegetation of the Iraty Mountains, such as heathland, pastoral vegetation, and oak and beech forest. Table 3. 3 presents the results of previous studies, in particular of Bunting (2003) and Hjelle (1997) who give indices for main taxa from Scottish and Norwegian heath communities respectively. *Potentilla*-type and Poaceae are strongly associated, and *Cirsium*-type, *Pteridium aquilinum* are weakly associated for the three data sets. *Plantago major/media* has been found unassociated and *Plantago lanceolata* over-represented in both the Pyrenees and Scottish data sets. These comparisons indicate that these indices can be applied widely to different regions and also to different habitats.

Several taxa commonly used as anthropogenic indicator taxa, which were lightly or not at all investigated in the local vegetation communities, are recorded at low values in a very high proportion (60-90%) of the surface samples, such as *Artemisia*, Chenopodiaceae and *Plantago lanceolata* (the latter observed 3 times in the 71 vegetation relevés). This suggests that sporadic, low percentages of these taxa in paleorecords need not necessarily be indicative of local pastoral activity, but may originate from long-distance transport.

Some discrepancies were observed between these three data sets, i.e. *Calluna vulgaris* which is strongly associated in Bunting (2003) and associated in the Iraty data set (this study), and the *Vaccinium*-type which is strongly associated in Scotland and weakly associated in this study. Apiaceae, *Rumex*, Ranunculaceae are over-represented in Bunting's data set and weakly represented in this study, while the *Trifolium*-type is associated in Hjelle (1998) and weakly associated in this study.

The dissimilarities between the three data sets might be explained by differences in environmental factors between regions, such as climate, edaphic conditions and land use (Broström, 2004). Grazing influence on flowering and pollen production of grasses is well documented (Gaillard *et al.*, 1992, Groenman-van Waateringe, 1993, Hjelle, 1998), thus it may be that Poaceae produce less pollen in anthropogenic coenotaxa. Another explanation may be the differences in pollen production for species included in large taxonomic groups such as Poaceae, Apiaceae and Ranunculaceae (Broström, 2004). A further reason may be the differences in sampling design and in method used for vegetation inventories (Bunting and Hjelle, unpublished data, 2004).

Broström *et al.* (2004) calculated relative pollen productivity estimates (PPE's) for 11 herb taxa related to Poaceae (used as reference taxon) and compared PPE's for herbs (her study) and trees (data set of Sugita *et al.*, 1999). She showed that most herb taxa have higher PPE's than Poaceae, for example *Calluna vulgaris*, *Rumex acetosa*-type and *Plantago lanceolata*. It is outlined in many studies that the presence of *Plantago lanceolata* in fossil pollen assemblages should be interpreted with caution, especially in pastoral areas on crystalline substrate, such as in our case. This taxon is characterized by long-distance transport and may originate from a wider landscape, for example, from valley floors in our case. Cichorioideae and Cyperaceae have lower PPE's, whereas *Potentilla*-type and Rubiaceae (*Galium*-type) have relatively higher PPE's than Poaceae (Broström *et al.*, 2004). We obtained similar results, showing that these taxa can be considered good local indicators and are important in inferring past land uses from local pollen diagrams. Broström *et al.* (2004) also showed that most of the common tree taxa such as *Pinus*, *Quercus* and *Fagus* produce 6-8 times as much pollen per unit area as Poaceae. This emphasizes the under-estimation of past open land from fossil records when translating the AP/NAP ratio into open areas (Sugita *et al.* 1999). The over-estimation of *Pinus* is well known (Broström *et al.*, 1998; 2004; Heim, 1970). Pine is considered a high pollen producer and a long-distance disperser, which implies a significant regional input. This explains the important proportion of pine recorded in all the 71 surface samples, *Pinus* presents high proportion in beech forest and in fern fallow with dense canopy of *Pteridium aquilinum* (Mazier *et al.*, unpublished data, 2005). *Pteridium aquilinum* forms a closed canopy at four sites grouped into the CoeE n°8 community, dominated by *Pteridium aquilinum* and *Agrostis curtisi*. It is surprising that *Pteridium* spores were not found in the pollen samples from these four sites, whereas it occurred in high proportion in one site of CoeE n°9 (more than 20%), just before a small mountain dominated by this species. This may be due to preferential spore dispersal in relation to prevailing winds. The interpretation of *Pteridium* occurrence in pollen diagrams should be interpreted with caution (Tinsley, 2001).

We must keep in mind that, due to annual variability in pollen productivity, the use of moss polsters could be critical when studying pollen/vegetation relationships and identifying pollen indicators of plant communities. Inter-annual variation in pollen productivity is well documented, at

least for tree taxa, and has been shown to be related to climatic variability (Hicks, 2001, Odgaard, personal communication). Moreover, the exact number of deposition years in a moss polster is not known and differs from 1 to 10 years according to the authors (Heim, 1970, Bradshaw, 1981, Cundill, 1991, Räsänen *et al.*, 2004). Räsänen *et al.* (2004) suggest that pollen assemblages in the green part of moss polsters represent more than one but less than two years of pollen deposition.

3.4.2 Correlative model of pollen/vegetation/environment relationships

We focused on the pollen/plant/environment relationships as explored by Redundancy analysis (a detailed presentation of the pollen-diagram will be published elsewhere; Mazier *et al.*, unpublished data, 2005).

3.4.2.1 Advantage of a synusial approach for studying vegetation

The significant explanatory variables of the canonical axes were edaphic conditions (total N, loss on ignition, pH), geomorphology (aspect North, linked to forested sites), plant communities (CoeE n°2, 3, 4, 6, 7, 8 and 12) and land use (grazing, trampling). The results show that the vegetation units under consideration, which better reflect vegetation structure than a classical relevé, can be used efficiently to explain the major environmental gradients in pollen data. Dry heathland, semi-open oak forest and over-grazed turf best reflect the gradients of landscape openness, soil richness and grazing pressure, respectively. RDA axis 1 separates open land from beech sites (both lightly grazed) that are contrasted mainly on the basis of Poaceae and *Fagus*. Poaceae is mainly represented in the CoeE n°7 community, a dry heathland corresponding to an early succession stage of the *Ulex europaeus* invasion. Broström *et al.* (1998) demonstrated that Poaceae may be representative of all types of open land. However, this study shows a difference in the proportion of Poaceae within vegetation types induced by human activity, since this taxon decreases in both the overgrazed CoeE n°3 and n°2 communities. Nevertheless, the proportion of Poaceae is not the same in CoeE n°2, an over-grazed pasture and CoeE n°4, grazed wet vegetation. The integrated synusial approach provides some explanation for these dissimilarities between pastoral communities. Poaceae was mainly recorded in CoeE n° 4 and 7, and indeed this may be explained by the presence of patches of *Juncus effusus* (CoeE n°4) and *Ulex europaeus* (CoeE n°7), both of which protect herbs from grazing, thus allowing the flowering of the grasses. Alternatively, another factor might be the animal's preference for some species. This seems to be verified for *Poa annua*, the main species in CoeE n°2 that has a higher pastoral value and a higher appetency as compared to *Agrostis curtisii*. Another explanation might be the differences in pollen productivity of the various species included in this large taxonomic group. High grazing pressure induces a specific community, such as CoeE n°2 which presents patches of syntaxon **H4** (*Rumex acetosella* – *Galium saxatile*) on nearly bare soils, and syntaxon **H3** (*Trifolium repens* – *Poa annua*) in densely grazed micro-sites. This coenotaxon seems to be the most reliable

analogue for intensive pastoral activity. On the other hand, CoeE n°7 can be used as an analogue for extensive pastures and CoeE n°9, 10 or 11 for deciduous, mainly beech, forest. CoeE n°6 provides a situation of transition between extensive and intensive pastures. CoeE n° 3 and 4 are more related with the soil richness, which may derive from grazing pressure.

3.4.2.2 *Pollen indicators of pastoral activities*

In the PCA analysis based on the three vegetation predictors CoeE n°7, 12 and 2, Cichorioideae, Ranunculaceae, *Stellaria*-type, *Cirsium*-type, *Galium*-type, Asteroideae and, to a lesser extent, *Potentilla* type are strictly related to grazing pressure. Similar results were obtained in northern Europe (Hicks, 1988, Gaillard *et al.*, 1992, Gaillard *et al.*, 1994, Hjelle, 1998, 1999a, 1999b, Räsänen, 2001). It was found that Cichorioideae (Hjelle, 1999a), *Cirsium*-type (Hjelle, 1998), *Galium*-type (Gaillard *et al.*, 1992), *Potentilla*-type (Gaillard *et al.*, 1992, Hjelle, 1999a), and Ranunculaceae (Hjelle, 1999a) were characteristic of grazing. In this study *Plantago lanceolata*, Chenopodiaceae, and *Plantago major/media*, the last two taxa being absent from the vegetation, are more common in sites on aspects N and NW and occur mainly in lightly grazed wooded sites. Their presence is related to the prevailing wind which brings pollen from a wider landscape. Gaillard (1992) showed that *Plantago lanceolata* is a mowing indicator in southern Sweden. According to Hicks and Birks (1996), Chenopodiaceae and *Rumex acetosa/acetosella* are related to human settlements. This may apply in our case for *Rumex acetosa/acetosella*, since this taxon was present in tracks and/or in the ploughed soils of CoeE n°3, but generally it was recorded sporadically in modern pollen assemblages and therefore cannot be a good pastoral indicator. In our case, the presence of the taxa Chenopodiaceae, *Plantago lanceolata* and *Artemisia* implies regional input.

Urtica dioica is related to soil richness (total N and loss on ignition) and does not constitute a strict pastoral indicator (Gaillard *et al.*, 1992), at least when low values are recorded (Mazier *et al.*, unpublished data, 2005). It is found in surface samples from enclosures, but the plant often grows outside, where dung has accumulated near stone walls.

3.5 Conclusion

1) The correlative model, RDA of 61 modern pollen spectra and 35 external variables, shows that wooded, opened, grazed and nitrophilous sites are clearly separated from each other. The relevant variables are vegetation types CoeE N°7 (dry heathland), CoeE N°12 (semi-open oak forest) and CoeE N° 2 (over-grazed community). These vegetation units are clearly related to degree of openness, soil richness and grazing pressure respectively. Therefore, the synusial integrated approach does provide a

robust method for assessing vegetation structure, and links between different patches (herbs, shrubs and trees), and also for relating modern pollen assemblages to environmental conditions.

2) The present study implies that, when reconstructing past pastoral activity, it is important to identify the scale of the landscape in question. In our case, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Plantago lanceolata*, and *Plantago major/media* indicate regional human activity, and are not characteristic of specific land use, whereas the simultaneous presence, in pollen assemblages, of *Asterioideae*, *Cichoriodeae*, *Cirsium-type*, *Galium-type*, *Ranunculaceae*, *Stellaria-type* and *Potentilla-type* is clearly associated with grazing on a local scale. Calculation of Davis indices also shows that *Cichorioideae*, *Galium-type* and *Potentilla-type* indicate very local presence of the corresponding plants. However, such pastoral indicators might be valid only for crystalline bedrock, and for this mountainous region.

3) The final aim of our project is to achieve a more precise reconstruction of the cultural landscape in this mountainous area on a local scale, comparing the modern pollen assemblages to local fossil pollen assemblages from a small bog (Galop *et al.*, 2003; Mazier *et al.*, unpublished data, 2005). Thanks to the interdisciplinary research program on “Paleo-environment and dynamics of human activities in the Pyrenees Mountains” this site is now also well documented in microfossil, historical and archaeological data. All these data sets will be used to validate the results of the comparative approach.

Acknowledgements

This study was possible thanks to the help of a number of people to whom we are very grateful: Didier Galop for pollen analysis, Cécile Brun for her precious assistance and encouragement during fieldwork, Pascal Vittoz and François Gillet for their advice on the integrated synusial approach and vegetation analysis, Jean-Daniel Tissot for computer programming, Anne Vignot for her permanent encouragement, and Isabelle Jouffroy for guidance in the use of the End-note software. Christine Rendu and her archaeological staff, Onesime Prudhom and Bertrand Lagouet provided cheerful fieldwork. Thanks are due to Kari Hjelle for advice and corrections on the Davis Indices and to John Olsen for his improvement of the English text. The manuscript was improved thanks to the helpful comments and suggestions from the two referees, Sheila Hicks and Marie-José Gaillard. This investigation is a contribution to the project of the collective research program « Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation en montagne basque » (Ministry of Culture and SRA Aquitaine), and the ATIP-CNRS « Paléoenvironnement et Archéologie pastorale ».

Chapitre 4: Multidisciplinary approach to reconstruct local pastoral activities using modern analogues. An example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque).

Florence Mazier, Didier Galop, Christine Rendu, Carole Cugny, Amaïa Legaz, Odile Peyron
and Alexandre Buttler

Paper submitted to REVIEW OF PALAEOBOTANY AND PALYNOLOGY

ABSTRACT

In this study, archaeology, history and palaeoecology (modern and fossil data set of pollen and non-pollen palynomorphs) were used to reconstruct small-scale pastoral activities in the Pyrenees mountains. Modern pollen assemblages from the major vegetation units (both natural and anthropogenic) are studied from 71 surface samples on one restricted watershed area. A correlative model, RDA of 61 modern pollen spectra and 35 external variables, distinguishes two pools of taxa which provide different information about the nature and spatial extent of human impact of the landscape. The first pool indicates local pastoral activities and the second one implies regional input, at least outside the studied watershed, and are not characteristic of specific land-use. The pools are respectively considered as “Local Pastoral Pollen Indicators” (LPPI) for this mountainous region on crystalline bedrock and “Regional Human Activities Pollen Indicators” (RHAPI). The modern data set is used to aid interpretation of the local pollen sequence of Sourzay which covers the last 2000 years, using RDA reconstructions and best modern analogues as a means of comparing modern and fossil spectra. The paper demonstrates agreement between the interpretation of two independent fossil proxies, LPPI and coprophilous fungi. The combination of modern data set, fossil pollen and non pollen palynomorphs, numerical analysis, and available historical and archaeological was used to evaluate local changes within landscapes and the spatial dimensions of human-induced vegetation change on the target watershed for the last two millennia.

Keywords: multi-approach proxies, modern analogues, local pastoral pollen indicators (LPPI), land-use reconstruction, small-scale human activity, western mountains Pyrennes

4.1 Introduction

In attempting to reconstruct past human activities, several fields of research should be combined, such as archaeology, history and palaeoecology involving the comparative approach (Wright, 1967) between modern and fossil multi-proxies data (pollen and non-pollen palynomorphs) and numerical analysis. Very few reconstructions of vegetation landscapes and human activities, combining all these fields and techniques, have been attempted in mountainous region of southern Europe. The data presented in this study were collected within an interdisciplinary research program (Galop *et al.*, 2004) aiming at developing new approaches in palaeoecology and archaeology fields in order to reconstruct environmental dynamics and human activities in the Pyrenees Mountains.

In mountain regions, agricultural activities are mainly based on grazing by large herbivores, principally cattle and sheep. Grazing is considered as the main biotic factor affecting ecosystem structure and dynamics in mountain pastures at various spatial scales (Olf & Ritchie, 1998, Kolher, 2004). The Iraty Mountain landscape in the Basque Country (western part of the Pyrenees chain in southern France) is characterized by a mosaic of vegetation types variously affected by pastoral activity. Farmers maintain traditional land-use practices based on transhumance from the valley to the summer pastures. The main activity is sheep raising for milk and cheese. This production system necessitates, for each shepherd and his flock, small enclosures for gathering the herd, a milking corridor, a hut for cheese production, and patches for summer pastures. It also calls for extensive and intensive pastures, some with forested areas and some treeless. The various natural or human-induced vegetation types, investigated by Mazier *et al.* (2006) could be considered as modern analogues of past landscapes and vegetation communities.

The long term reconstruction of pastoral activities is a very complex task. It involves the succession of pastoral scenarios, extensive or/and intensive management, type of livestock, milk or meat production, which could reflect different land-use management and spatial dynamics of local societies. Palynologists have developed performing tools such as the comparative approach (Wright, 1967) involving modern analogues to identify pools of taxa indicating specific land-use (meadow, cultivation, pastures...) mainly for Nordic countries (Berglund *et al.*, 1986, Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hicks & Birks, 1996, Broström *et al.*, 1998, Hjelle, 1999a, 1999b, Räsänen, 2001, Galop *et al.*, 2003, Court-Picon *et al.*, 2005, 2006, Mazier *et al.*, 2006). Despite these valuable contributions to the interpretation of pollen diagrams, the pollen/vegetation/land-use relationships are not necessary valid in other areas such as in the mountain regions of Mediterranean Europe (Galop, 1998, Galop *et al.*, 2003, Court-Picon *et al.*, 2005, 2006, Mazier *et al.*, 2006). Therefore, it is necessary to develop models for modern pollen/environmental relationship in the same geographical area as for the interpretation of fossil pollen sequences (Gaillard *et al.*, 1994, Mazier *et al.*, 2006).

Furthermore, modern analogues used for establishing the pollen/land-use transfer functions should present similar ecological conditions as those of the ancient communities of the past landscape being represented in the fossil sequence (Gaillard *et al.*, 1992, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1999b). Non-pollen palynomorphs (NPP) are also used in multi-disciplinary / multi-proxy studies including or taking in account archaeological and/or historical informations, in lakes, bogs or archaeological sites (van Geel *et al.*, 1986, Ralska-Jasiewiczowa & van Geel, 1992, Buurman *et al.*, 1995, Willemsen *et al.*, 1996). Fungal remains and especially spores of coprophilous fungi belonging to the Sordariaceae (Ascomycetes) are of great interest in the context of pastoral activities (Davis, 1987, Buurman *et al.*, 1995, Hausmann *et al.*, 2002, Innes & Blackford, 2003, van Geel *et al.*, 2003, Davis & Shafer, 2006, Blackford & Innes, in press, Blackford *et al.*, in press, Mighall *et al.*, in press).

Moss polsters are commonly used as surface samples for local modern pollen deposition (Prentice, 1986, Hicks & Birks, 1996). They should theoretically reflect local vegetation and are supposed to provide local pollen assemblages. They are assumed to record an average of several years of pollen deposition (Heim, 1970, Bradshaw, 1981), which is recommended as previous investigations have shown that there is annual variation in pollen productivity (Hicks, 2001, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, Räsänen *et al.*, 2004). Moreover, the modern pollen assemblage should be a good analogue of a fossil pollen assemblage which usually covers more than one year of pollen deposition. However, contradictory views exist about the time span of pollen deposition covered by mosses (Cundill, 1991, Räsänen *et al.*, 2004).

Several studies (Bradshaw, 1981, Sugita, 1994, Calcote, 1995, Sugita, 1998, Sugita *et al.*, 1999, Broström, 2002, Davies & Tipping, 2004, Bunting *et al.*, 2005) showed that small peat basins have to be selected in order to maximize local pollen contributions and to provide pollen records sensitive to vegetation change in the adjacent plant communities. While pollen assemblages from large basins (i.e. lakes) do not show any significant variability between sites within a specific vegetation region, pollen assemblages from small basins exhibit a high variability between sites, which characterize the local variations in vegetation composition (Sugita, 1994).

In a patterned pasture woodland landscape, seventy one surface samples have been collected on a small watershed centred on a topogenic peat bog which was selected as the reference core and was assumed to give local information on the nature and duration of pastoral activities. Some excavations have been made around and inside the watershed whose informations were add to the fossil pollen and non-pollen palynomorphs signals. The aims of this paper are (1) to study pollen/vegetation/environment relationships using modern analogues in order to identify local pastoral pollen indicators (2) to apply the model to the interpretation of fossil pollen records from the same area (3) to compare the pollen and non-pollen palynomorphs fossil signals of pastoral activities and (4) to combine multi-proxies with historical and archaeological data to evaluate local changes within the landscape and the spatial dimensions of human-induced vegetation change for the last two millennia.

4.2 Methods

4.2.1 Modern data sets

For collection of the modern pollen and non-pollen palynomorphs and related vegetation data, a preferential design was selected with stratification based on the degree of landscape openness and current land use along four axes across the watershed and centred on the fossil pollen record site (Fig.4.1). Thus, the major relevant vegetation communities and gradients of grazing pressure were covered. Some relevant vegetation types such as grazed oak forests or enclosures were absent from the study site. The modern analogue data sets were therefore completed outside the watershed and are composed of seventy one modern analogues.

4.2.1.1 *Vegetation types and main description*

The vegetation was surveyed by means of the synusial integrated method, assessing the structure and the patchiness of the pastoral phytoceonoses (Gillet *et al.*, 1991, Gillet & Gallandat, 1996, Gillet *et al.*, 2002). This method is based on the Braun-Blanquet approach (Braun-Blanquet, 1964), but allows better structural description and characterization of plant communities in their landscape context. The investigated sites presented homogeneous vegetation (floristically and structurally) on a minimal surface of 100 m² (not necessarily a square). The detailed description of the synusial integrated method, the vegetation survey and the classification of vegetation types are presented in Mazier *et al.* (2006).

The 71 sites have been classified into 13 vegetation communities, coenotaxa (CoeE), which are cattle enclosure (CoeE 1), overgrazed lawn (CoeE 2), overtrampled lawn (CoeE 3), grazed wet vegetation (CoeE 4), mire vegetation (CoeE 5), heathland (CoeE 6), encroached heathland (CoeE 7), fern fallow (CoeE 8), open beech forest (CoeE 9), semi-open beech forest (CoeE 10), dense beech forest (CoeE 11), semi-open oak forest (CoeE 12) and one isolated site with *Abies* and *Fagus* (CoeE 13).

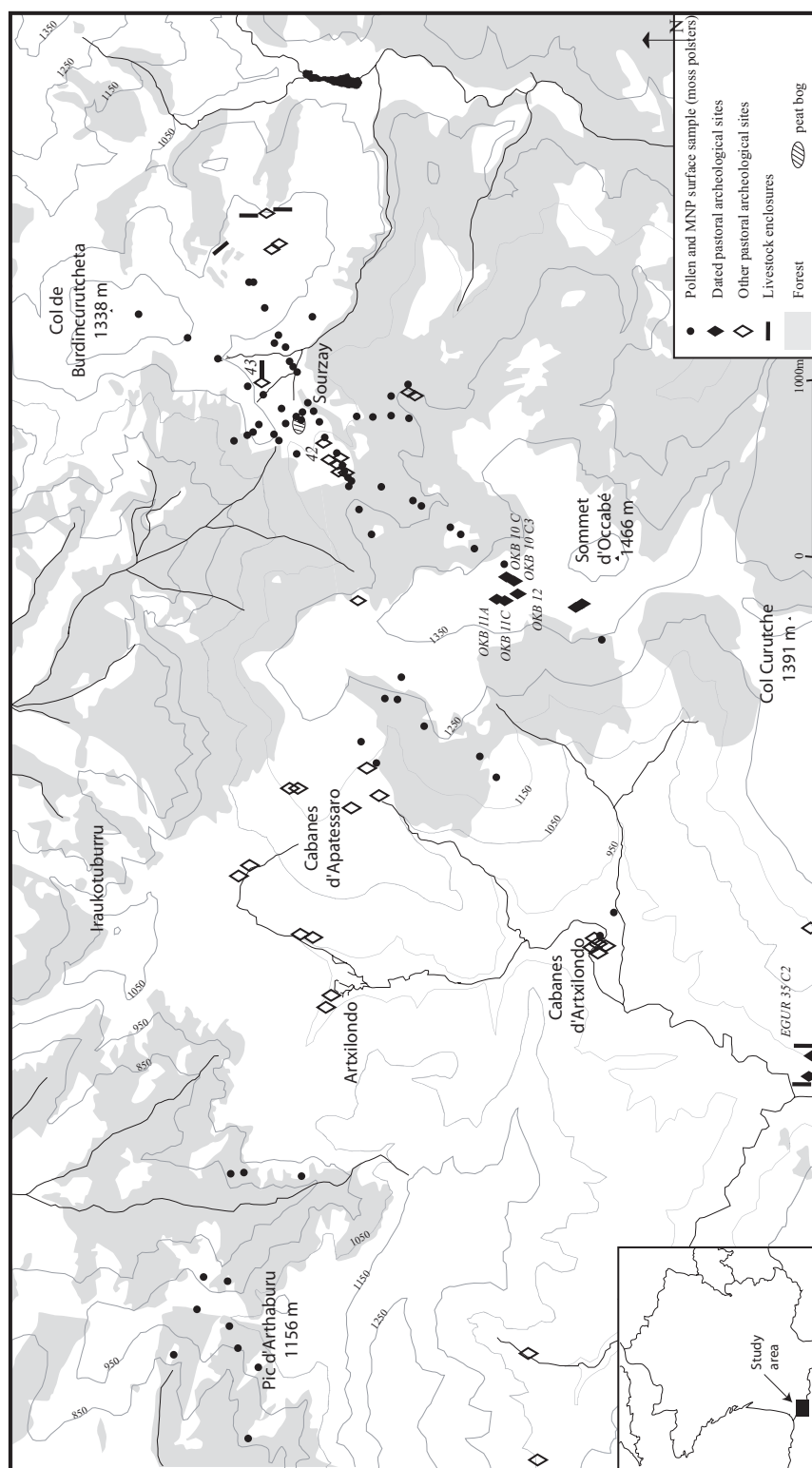


Fig.4. 1 : The study area in Southern France and the Iraty mountains of the Pays Basque. Location of the 71 modern analogues (solid circles) where pollen and non-pollen palynomorphs samples (moss polsters) and related vegetation data were collected. The modern analogues are located, in the vicinity of the fossil sequence (Sourzay's peat bog), along four transects. Archaeological remains are also mentioned, with dated pastoral sites (solid rhomb) and other pastoral sites which are currently not dated (empty rhomb)

Here, we describe briefly the main coenotaxa found as the best vegetation analogs of the fossil pollen spectra. CoeE N°2 (3 sites) depends directly on the daily routine of the livestock, mainly sheep, and presents a high pastoral value. This over-grazed community is often found on mountain crests and presents a mosaic of two vegetation patches (syntaxon) induced by an intense livestock activity (areas of urination, defecation and grazing). CoeE N°3 (3 sites) is a nitrophilous community composed by a dominant patch of intense trampled vegetation (wild or domesticated livestock). This over-trampled community is characterized by tracks and/or damaged soils. CoeE N°4 (4 sites) is often found on the wet areas of the hills and presents two main vegetation patches. The first is linked with the trampling activities of the livestock (both wild and domesticated) and corresponds to a short and sparse herb syntaxon. The other patch is composed of remaining wetland species such as *Juncus effusus* (poor pastoral value). CoeE N°6 (8 sites) is one of the dominant open vegetation types with CoeE N°7 (15 sites). This heathland community (CoeE N°6) presents a low pastoral pressure being daily browsed by the sheeps but with a low grazing intensity. CoeE N°7 describes large areas of dry mountain-slope heathland; its species composition is closely related to coenotaxon N°6 and results from colonization by *Ulex europaeus* and *Pteridium aquilinum*, induced by a decrease in grazing pressure. CoeE n°9, 10 and 11 (respectively 6, 7 and 6 sites) describe beech forests which mainly differ on the degree of openness and the cover of shrubs and herbs. The two first beech forest, open and semi-open, are partly used by the livestock (sheep and horse), whereas the dense forest is rarely frequented.

4.2.1.2 *Pollen data and environmental variables*

On each site of vegetation survey, up to 10 moss polster samples were taken down to but not including the soil, amalgamated in one composite sample. The moss samples were collected at the end of the flowering season in September 2002 to ensure pollen collection of almost one complete season. Three soil samples (0-10 cm) were collected inside the surveyed area and amalgamated into one sample for measurement of pH (KCL), pH (H₂O), organic matter, total N and potential water content. Altogether, thirty seven environmental variables including land-use, vegetation type, soil, geology and geomorphology, were recorded for the 71 surface samples (Mazier *et al.*, 2006). Land-use variables included the livestock type and the degree of grazing, dunging and trampling pressure (ordination scale 0-3), assessed as the proportion of the surveyed surface showing signs of recent cattle activity.

Pollen and spores analysis followed standard preparation procedures (Faegri & Iversen, 1989). Pollen identification were made to the lowest taxonomical level currently available (Faegri & Iversen, 1989, Moore *et al.*, 1991, Reille, 1992-98). A minimum of 400 terrestrial pollen grains was counted per sample, and a total of 111 pollen and spore taxa were recorded. However for numerical analysis, the pollen sum was composed of 85 pollen taxa of plants potentially present in the flora of the region. Aquatic, fern spores and exogenous taxa were therefore excluded from the pollen sum (See Mazier *et al.* (2006) for more details on the different explanatory variables measured and the constitution of the

pollen matrix for numerical analysis). Non-pollen palynomorphs have been counted on the pollen slides and identified following van Geel (1978). This data set will be presented elsewhere (Cugny *et al*, unpublished data, 2004).

4.2.2 Fossil data set – pollen and non-pollen palynomorphs

The small peat bog of Sourzay was selected as reference peat core to illustrate the application of the modern pollen data-set to the interpretation of fossil pollen data. There are archaeological evidences for human activities inside and outside the catchment area such as pastoral huts and enclosures (Fig.4. 1). The dated remains cover a time span ranging from ca. 250 AD to modern period (Table 4. 1).

Site	Lab. No	Depth (cm)	14C age (yr. BP)	Calibrated 14C-age (2 σ) (cal. AD)
<i>Sourzay peatbog</i>	Vera-2552	11-13	modern	–
<i>Sourzay peatbog</i>	Poz- 13477	18,5-19,5	180 \pm 30	1872-1876
<i>Sourzay peatbog</i>	Poz-6340	27	300 \pm 30	1611-1654
<i>Sourzay peatbog</i>	Vera-2553	31-32	400 \pm 35	1569-1631
<i>Sourzay peatbog</i>	Poz-13478	39	755 \pm 30	1221-1284
<i>Sourzay peatbog</i>	Beta-167161	54-56	1980 \pm 40	- 55 - 91
<i>EGUR 35 C2</i>	Vera-2586	-	130+35	modern
<i>OKB 10 C3</i>	Ly-11253	-	1965 + 35	254-424
<i>OKB 12</i>	Vera-2587	-	1420+30	560-670
<i>OKB 11C</i>	Ly-11255	-	745+40	1220-1298
<i>OKB 11A</i>	Ly-11254	-	790+45	1164-1288
<i>OKB 10C</i>	Beta-172184	-	140+40	1670-1950

Table 4. 1 : Radiocarbon dates obtained on Sourzay record and on archaeological sites

Samples were taken at 2-cm intervals, excepted for the top of the core, and prepared using standard pollen preparation techniques (Faegri & Iversen, 1989). Identifications of pollen and non-pollen palynomorphs were based on the same way as for the modern samples. The pollen taxonomy and nomenclature are harmonised as far as possible with that used for modern pollen data set. The fossil pollen data includes 27 samples, 101 pollen and spores taxa (Fig.4. 4). For the numerical analysis, the pollen sum was based on the same pool of taxa identified in the modern data set. The NPP frequencies are expressed as percentages of the total pollen sum. Coprophilous fungal spores are shown in details and some other selected types are also presented (Fig.4. 5).

Six selected peat samples were AMS radiocarbon dated. The radiocarbon dates are calibrated using CALIB 5.0.1 (Stuiver M. *et al.*, 2005) (Table 4. 1). The age/depth relation (Fig.4. 2) is obtained by a linear interpolation and extrapolation. The peat core covered the last two millennia, which seems appropriate to the use of modern analogues.

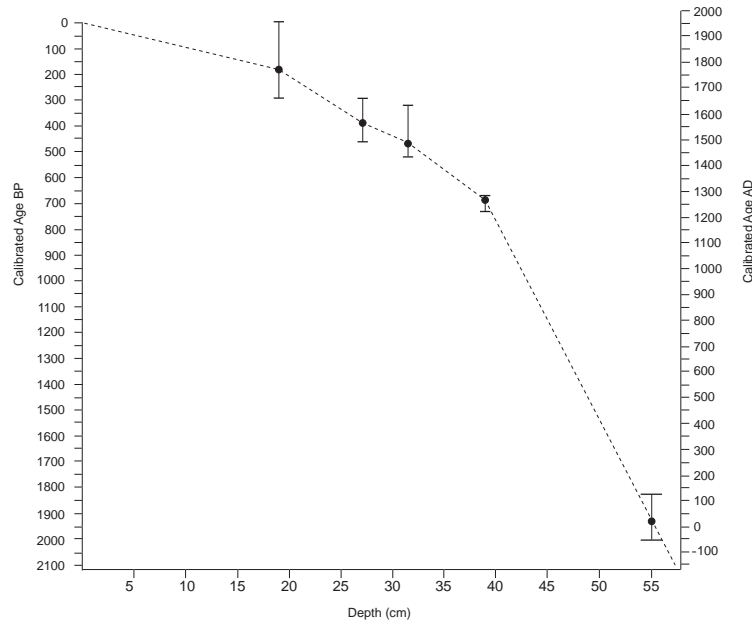


Fig.4. 2 : Depth-age relationship for Sourzay peat core. Errors bars show 2 σ confidence interval. Linear interpolation and extrapolation used to infer the age of pollen samples is shown with line.

4.2.3 Numerical analysis

Direct gradient analyses were considered appropriate for describing the major gradients in the modern pollen assemblages and relating these patterns to the environmental and anthropogenic variables. Redundancy analysis (RDA) were suitable in our case, since a preliminary Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) showed that pollen taxa respond linearly to gradients with a gradient length of 1.309 standard deviation units of species turnover (SD) (Ter Braak & Prentice, 1988). Pollen assemblages from enclosures (3 sites) and wetland (7 sites) communities were clearly separated from the remaining sites and were also clearly different from fossil spectra. Ten sites, thirteen pollen taxa and consequently two explanatory variables were therefore omitted for further RDA. Finally, partial RDA using forward selection and Monte Carlo permutation tests (999 unrestricted permutations) was devised relating 61 modern pollen spectra, 73 pollen taxa and 35 environmental variables. 13 variables were retained for their significance, the others being passively presented in the ordination diagrams or given as covariable (pudding rock). The pollen percentages were log-transformed ($\ln (ay+c)$ with $a=1$ and $c=1$) and double-centered. More details about statistical

analyses have been presented by Mazier *et al.* (2006). All ordination analyses were implemented by the CANOCO program for Windows 4.0 (Ter Braak & Smilauer, 1998).

The fossil pollen data from Sourzay peat bog has been analysed with the modern pollen data set in two ways. First, the fossil samples were included passively in the partial RDA of the modern data set (Ter Braak & Prentice, 1988). They were considered as “passive” samples and positioned with respect to the RDA axes according to their palynological composition in relation to the modern samples. Their positions were recalculated relative to the modern samples on the basis of the entire pollen composition. The position of the fossil samples on the first three axes of the RDA (significant axes) and the relevant variables, provide information on the adjacent environment of the selected fossil sample.

Further, the modern analogue technique (MAT) (Overpeck *et al.*, 1985, Guiot, 1990) was used to match fossil pollen assemblages to current modern assemblages for which environmental parameters are known such as vegetation types. Measures of dissimilarity, based on distance metrics between samples, determine whether two assemblages can be considered as “analogs” or “no-analogs” (Prentice, 1980, Overpeck *et al.*, 1985). The squared chord distance (SCD) was calculated as a dissimilarity measure to compare each fossil sample with all the modern samples. This distance metric moderately increases the contribution of rare pollen types (Prentice, 1980). It has been identified in previous works as the best general metric for the MAT (Overpeck *et al.*, 1985) and has been widely used among palaeoecologists (Guiot *et al.*, 1989, Guiot, 1990, Gaillard *et al.*, 1994, Peyron & de Vernal, 2001).

The critical value, i.e. treshold value, is the quantitative level of dissimilarity below which two samples are considered reasonable matched. When the dissimilarity between two sample's pollen spectra is less than or equal to this treshold value, the two samples can be considered to represent analogous kinds of vegetation. When the dissimilarity is greater than the treshold value, the samples are considered non-analogous. The appropriate SCD critical value will depend on the modern data set (wide variety or not of vegetation types) and the pollen taxa diversity (Wahl, 2004).

Dissimilarity values were calculated from 44 pollen types common (41 types were excluded with a percentage value < 0.5% in all the modern pollen spectra) in the study area to estimate the “best modern analogues”. The five most similar modern spectra to each fossil spectrum are called the best analogues under the condition that their distance is less than 0.2, an adopted threshold value calculated with Monte-Carlo simulation (Guiot, 1990). Analyses were performed with the software ANALOG (Schweitzer, 1994) and PPPbase (Guiot & Goeury, 1996)

4.3 Results and Interpretation

4.3.1 Modern pollen/vegetation/pastoral activities

Redundancy analysis (RDA) was used to describe the major gradients in the modern pollen assemblages and to relate these patterns to the measured environmental and anthropogenic variables. One of the main goals of this article was to test whether different degrees of openness and grazing pressure produce statistically distinct modern pollen spectra. The correlative model was used to discriminate a pool of pollen types directly linked with the pastoral activities.

Among the 37 explanatory variables, 14 contribute significantly to the correlative model ($P \leq 0.05$, 999 permutations). Pudding rock, mainly represented in some places of our study area, was found significant and was considered to be a covariable as we did not want to interpret its effect. Therefore, a partial RDA was performed on 61 pollen assemblages and 13 explanatory variables (Table 4. 2) such as vegetation units (CoeE N°2, 3, 4, 6, 7, 8, 12), pastoral variables (trampling and grazing) and other environmental variables (North aspect, pH (KCL), loss in ignition and total N).

The first axis of the RDA shows a clear gradient of openness from open-land to forest vegetation types (Fig.4. 3). It contrasts open land such as CoeE n°7 ($r = -0.42$), usually treeless dry heathland, with wooded sites, such as more or less open beech forest found on northern slopes (north with $r = 0.47$). Axis 2 appears to represent a soil richness gradient, and is positively linked with loss on ignition and total N ($r = 0.40$ and 0.36 respectively), whereas the vegetation type CoeE N°12, open oak forest, presents a negative correlation ($r = -0.37$). Thus, axis 2 contrasts the nitrophilous and trampling features of an overtrampled community, tracks and/or ploughed soils (CoeE N°3), with oak forest on relatively poor soils. Axis 3 better expresses a grazing pressure gradient with sites intensively grazed and trampled on the positive side on the axis. CoeE N°2, an over-grazed community, is strongly linked with axis 3 ($r = 0.50$) and correlated to pastoral activities (trampling and grazing, $r = 0.46$ and 0.43 respectively). On the negative side of axis 3, sites from CoeE N°7 and 12 are related to low grazing pressure.

The first RDA axis explains 17.9 % of the total variation in the modern pollen data, axis 2 and 3 represents respectively 6.9 % and 5.4%. These axes capture 29.5 % of the total variance of the data and they are both found significant ($P < 0.001$ after 999 permutations). The relevant variables are vegetation types CoeE N°7 (dry heathland), CoeE N°12 (semi-open oak forest) and CoeE N°2 (over-grazed community) and they are clearly related to degree of openness, soil richness and grazing pressure respectively.

Forward selection and Monte Carlo permutation tests (999 permutations)	Pvalue
<i>Quantitative variables</i>	
north aspect (trigonometric scale)	0.001
pH (KCL)	0.010
organic matter (%)	0.026
total N (%)	0.033
<i>Semi quantitative variables</i>	
trampling	0.002
grazing	0.008
<i>Nominal variables - vegetation communities</i>	
extensive pastures - CoeE N°7	0.002
semi-intensive pastures - CoeE N°6	0.011
grazed wet vegetation - CoeE N°4	0.016
semi-open oak forest - CoeE N°12	0.018
over-grazed community - CoeE N°2	0.019
over-trampled community - CoeE N°3	0.029
fern forest - CoeE N°8	0.051

Table 4. 2 : Forward selection of explanatory variables. Results of unrestricted Monte Carlo permutation tests (999 permutations) on the selected quantitative, semi-quantitative and nominal variables.

In the ordination diagram (Fig.4. 3a and Fig.4. 3b), as expected, axis 1 contrasts *Fagus*, *Pinus* and *Quercus* tot on forested sites found on northern slopes with Poaceae on open sites. *Rumex* sp. *Plantago* sp., *Rumex obtusifolius*, *Plantago lanceolata*, *Plantago media*, Chenopodiaceae and also *Artemisia* are positively linked with axis 1. These taxa appear to be related to the north aspect, preferential aspect for forested sites. All these taxa are negatively correlated to vegetation types induced by pastoral activities such as trampling and grazing (Fig.4. 3b). Therefore, they can not be considered as favoured by the grazing pressure in this crystalline bedrock of Iraty Mountains. Their presence on forested sites aspect N is probably due to the prevailing wind which brings pollen from a wider landscape.

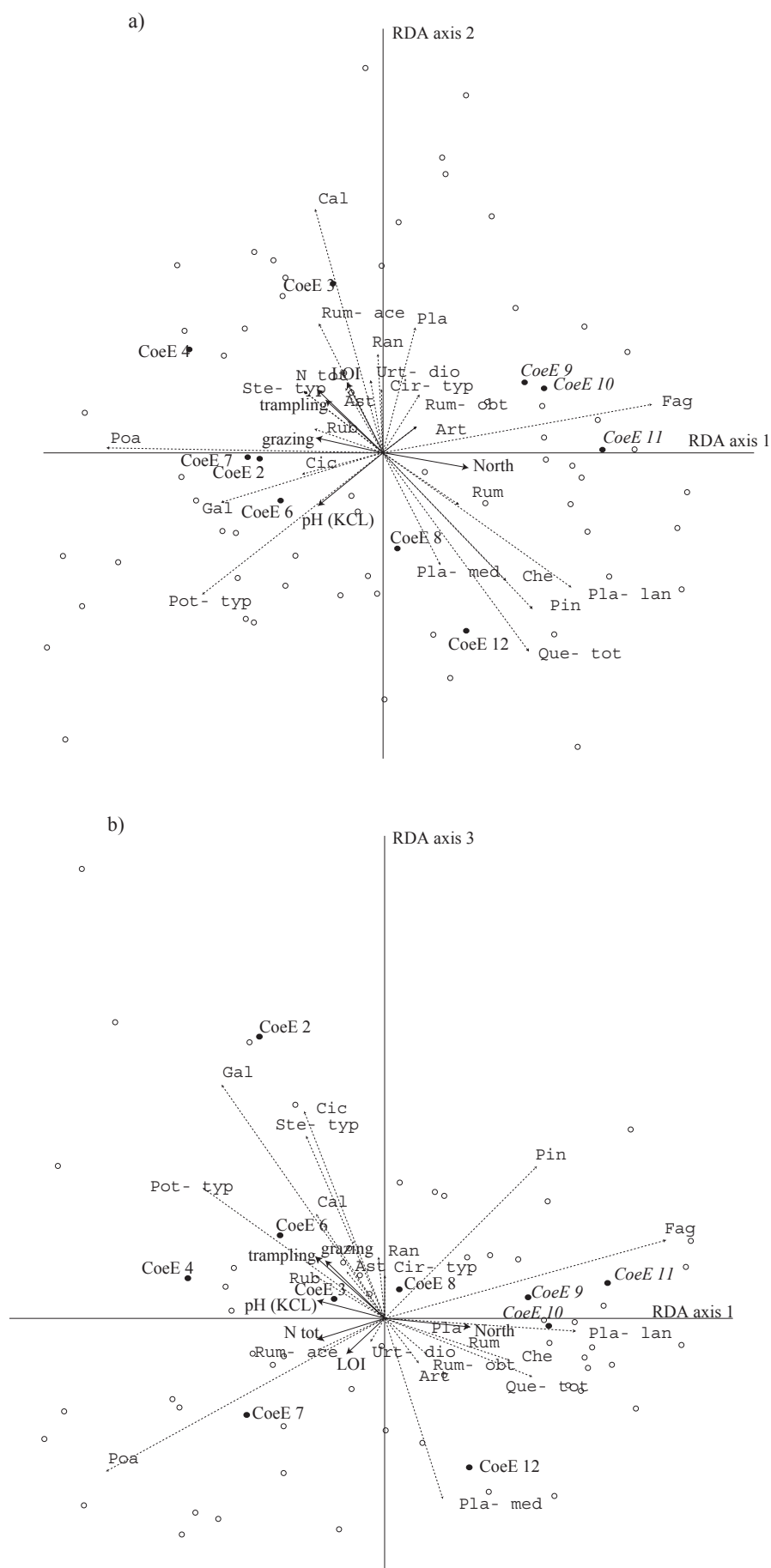


Fig.4. 3 : Redundancy analysis (RDA) of the modern pollen assemblages, using 13 explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (solid circles) and quantitative variables with solid arrows), four passive variables (italic) 61 pollen samples (empty points) and selected taxa (doted arrows). The three first axes explain respectively 17.9, 6.2 and 5.4% of the total variation in the modern pollen data, and are all significant ($P < 0.001$ after 999 permutations). Abbreviations of the variables, LOI: loss on ignition and the vegetation types, i.e. elementary Coenotaxa (CoeE) are: CoeE 2 (overgrazed lawn), CoeE 3 (overtrampled lawn), CoeE 4 (grazed wet vegetation), CoeE 6 (Heathland), CoeE 7 (encroached Heathland), CoeE 8 (fern fallow), CoeE 9 (open beech forest), CoeE 10 (semi-open beech forest), CoeE 11 (dense beech forest) and CoeE 12 (semi-open oak forest). Abbreviations of selected taxa: Art: *Artemisia*, Ast: *Asteroideae*, Cal: *Calluna*, Che: *Chenopodiaceae*, Cic: *Cichorioideae*, Cir-typ: *Cirsium*-type, Fag: *Fagus*, Gal: *Galium*-type, Poa: *Poaceae*, Pla: *Plantago*, Pla-lan: *Plantago lanceolata*, Pla-med: *Plantago major/media*, Pin: *Pinus*, Que-tot: *Quercus* total, Pot-typ: *Potentilla*-type, Ran: *Ranunculaceae*, Rub: *Rubiaceae*, Rum: *Rumex*, Rum-ace: *Rumex acetosa/acetosella*, Rum-obt: *Rumex obtusifolius*, Ste-typ: *Stellaria*-type, Urt-dio: *Urtica dioica*, a) Sites and taxa scores and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Sites and taxa scores and environmental variables on RDA axes 1 and 3.

Fig.4. 3 a shows that *Calluna* and *Rumex acetosa/acetosella* and to a lesser extent *Urtica dioica*, are clearly linked with soil richness which is not the case for *Potentilla*-type and *Galium*-type. *Galium*-type, *Cichorioideae*, *Stellaria*-type *Ranunculaceae*, *Cirsium*-type, *Asteroideae* and, to a lesser extent, *Potentilla*-type are related to grazing pressure (Fig.4. 3b). *Potentilla*-type presents ubiquist behaviour at this level; the taxon is related to open vegetation type (CoeE N°6), on poor soil richness but also reacts to a grazing pressure. The pressure favours a short herb stratum and probably allows the growing and expansion of *Potentilla*-type.

In a previous study (Mazier *et al.*, 2006), the calculation of Davis indices showed that main of the identified pastoral pollen indicators indicate very local presence of the corresponding plants. Therefore, the following taxa are grouped as “Local Pastoral Pollen Indicators” (LPPI): *Galium*-type, *Cichorioideae*, *Stellaria*-type *Ranunculaceae*, *Cirsium*-type, *Asteroideae* and *Potentilla*-type. Other pollen types, commonly used as anthropogenic indicator taxa, were weakly represented or over-represented in the pollen assemblages. These taxa were lightly or not at all investigated in the local vegetation communities, such as *Secale*, *Ceralia* ind., *Urtica dioica*, *Rumex obtusifolius*-type, *Rumex acetosa/acetosella*, *Rumex* sp., *Chenopodiaceae*, *Plantago major/media*, *Plantago lanceolata* and *Artemisia*. Therefore, these taxa are not correlated to local pastoral activities, and main pollen types come from a wider geographical origin, at least outside the investigated area. In this article, they are considered as “Regional Human Activities Pollen Indicators” (RHAPI).

4.3.2 Applications: pastoral reconstruction on one target peatbog – using different proxy data

4.3.2.1 Environmental and land-use history inferred from pollen and non-pollen palynomorphs analysis

The pollen and non-pollen palynomorphs data from Sourzay are presented in diagrams (Fig. 4. 4 and Fig. 4. 5), and the main trends are described below, with the following abbreviation (AP: arboreal pollen, T: total pollen, LPPI: Local Pastoral Pollen Indicators)

Zone SY 1 – 57-38 cm - c. 100 BC- 1300 AD

AP is less than 50%, characterized by a poor proportion of *Fagus* (<15%) and a rather constant value of *Quercus* tot and *Corylus*. Pollen from *Abies* and *Fagus* increase at the end of the period. Higher proportion of Poaceae (>35%) and many local pastoral pollen indicators are registered. Pollen types induced by wet conditions are well represented such as Dipsacaceae, *Scabiosa*, Apiaceae and *Sphagnum*. Few fungal spores appear in the core and especially coprophilous fungi, *Glomus*-type (Type 207) is present along the zone and the type 495 (probably from fungal origin) appears in the first part of the zone.

Zone SY 2 – 38-32 cm - c. 1300-1460 AD

AP/T is still constant; however the parts of individual trees change. Proportion of *Abies* and *Juniperus* increase lightly whereas *Betula* tends to decrease. Continues occurrences of Juglans are registered. A decrease in Poaceae value is observed simultaneously with an increase of Cyperaceae. Cichorioideae and *Rumex* sp. increase in the second part of the period, whereas sparse occurrences are observed for *Cerealia* and *Plantago lanceolata*. Fungal spores are registered massively with high contribution of *Sporormiella* (Type 113), *Sordaria* (Type 55A) and *Podospora* (Type 368 and cf. *P. polysporus*) -types. *Trichodelitschia*-type (Type 546) and *Cercophora*-type (Type 112) are also well represented.

Zone SY 3 – 32-28cm - c. 1460-1550 AD

Increase in tree pollen is observed, mainly *Fagus* (35%) and less for other trees such as *Abies*, *Betula*, *Quercus* tot and *Corylus*. Lower values of Poaceae, Cyperaceae together with main of the LPPI (Cichorioideae, *Cirsium*-type, *Galium*-type) are registered. However *Rumex acetosa/acteosella*, *Urtica dioica* and *Potentilla*-type tend to increase. At the end of the period, *Pteridium* is more present. Coprophilous fungi are still well represented in the first half of the zone (mainly *Sporormiella*, *Sordaria*, *Cercophora*, *Trichodelitschia* -types and Sordariaceous unidentified ascospores). The proportion strongly decreases in the upper part of the zone and present minima value.

Zone SY 4a – 28-24cm - c. 1550-1650 AD

The values for *Fagus* decline together with a lightly increase of *Abies*. Poaceae values keep moderately present whereas both local pastoralism and regional human activities pollen indicators increase (Cichorioideae, *Galium*-type, *Potentilla*-type, *Artemisia*, *Plantago* sp., *Plantago lanceolata*, *Rumex* sp. and *Urtica dioica*). First trace of *Secale* is observed and an increase of *Calluna* and *Pteridium* is registered at the end of the period. New increase in coprophilous fungi in the first part of the sub-zone with high contribution of *Sordaria* and *Sporormiella* -types. The upper part of the sub-zone is characterized by a decline in the coprophilous values.

Zone SY 4b – 24-20cm - c. 1650-1750 AD

Values for *Fagus* keep constant, whereas *Abies* and *Betula* decline. Poaceae increase at the beginning of the period then decrease, whereas other taxons as Cichorioideae, *Plantago lanceolata*, *Artemisia*, *Rumex* sp. present inverse behaviour. *Potentilla*-type is still well represented; *Calluna* and *Pteridium* are more present. A peak in *Erica tetralix* is registered. The coprophilous value slowly decrease throughout the zone, except for *Podospora* and *Sporormiella* -types which show a lightly increase. The diversity of coprophilous types also decreases during the period.

Zone SY 5 – 20-8cm - c. 1750-1870 AD

Tree pollen present high values (>60%), mainly dominated by *Fagus*. *Abies* and *Quercus* tot increase in the beginning of the period and then decrease again. *Olea* and *Castanea* are well represented in the end of the period. Most of local pastoral pollen indicators decrease in the middle of the period. Regional human activities pollen present variation within the period (e.g. *Urtica dioica*), but their total is rather constant. Pollen from *Calluna* and *Ericaceae* increase and *Pteridium* is still well represented. The first part of the period shows a decrease in the coprophilous fungi, mainly represented by *Sporormiella* and *Sordaria* -types, with a minima value for samples 17 and 15. Then, the same types increase again.

Zone SY 6 – 8-1cm - c. 1870-1950 AD

A high increase of *Pinus* is observed in the top of the sequence. At the same time *Fagus* declines, *Abies* disappears and *Betula* increases too. *Calluna*, *Ericaceae* and *Pteridium* decrease whereas *Erica tetralix* increases. The NAP induced by pastoral activities increase at the end of the period, mainly dominated by *Potentilla*-type. Whereas, in the same time, the Regional Human activities pollen indicators show different pattern, e.g. with rather constant value of *Plantago* sp and a decrease of *Artemisia* and *Plantago lanceolata*. Coprophilous fungi (still mainly represented by *Sporormiella* and *Sordaria* -types) curves fluctuate and present a peak in the mid-zone.

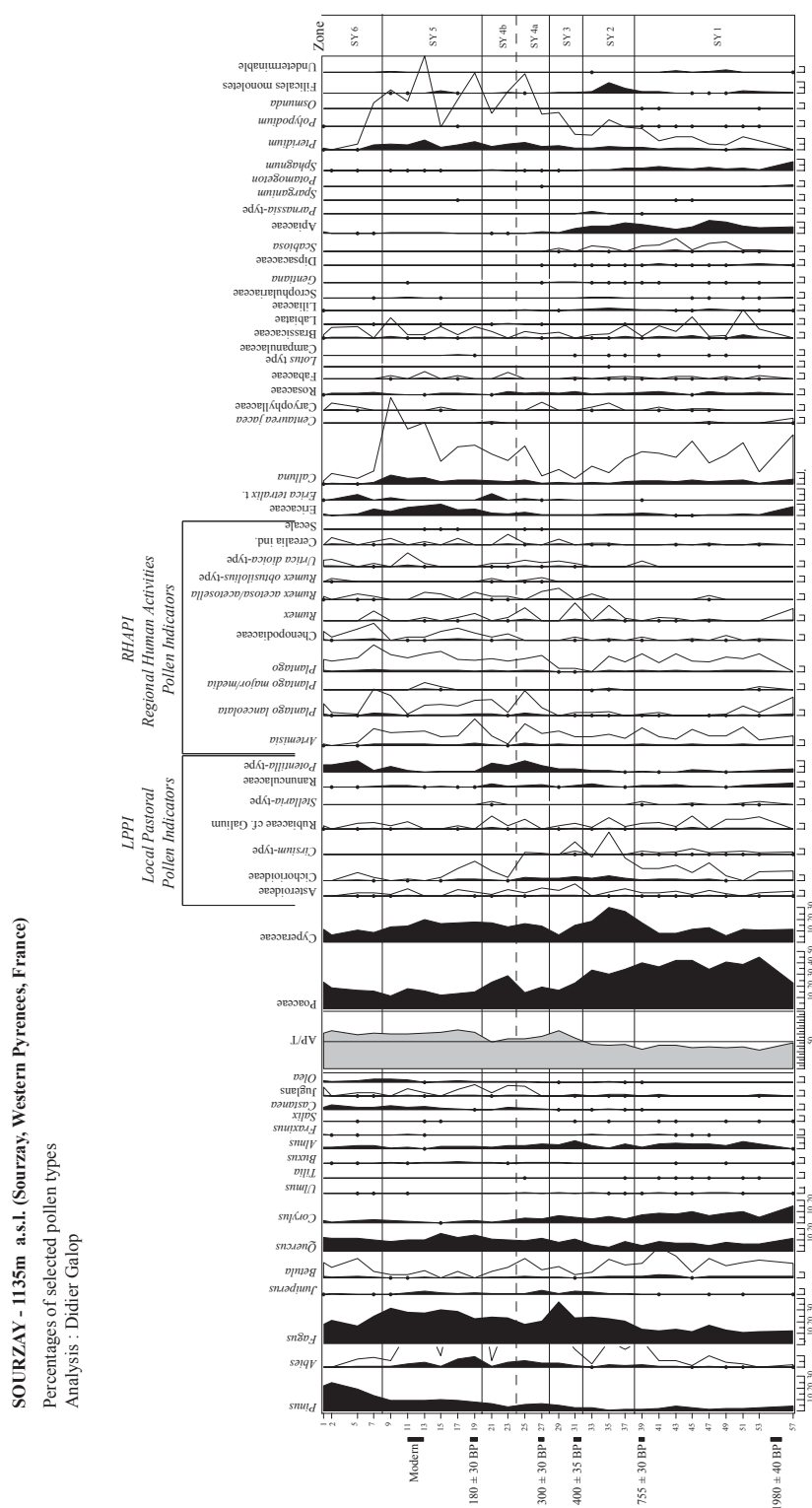


Fig.4. 4 : Pollen diagram from Souzay's peat bog in the Iraty mountains of the Pays Basque. Unfilled curves show x10 exaggeration. Selected pollen types are shown and some are grouped as follow: Local Pastoral Pollen Indicators (LPPI), Regional Human Activities Pollen Indicators (RHAPI).

SOURZAY - 1135m a.s.l. (Sourzay, Western Pyrenees, France)

Percentages of selected non-pollen palynomorphs types

Analysis : Carole Cugny

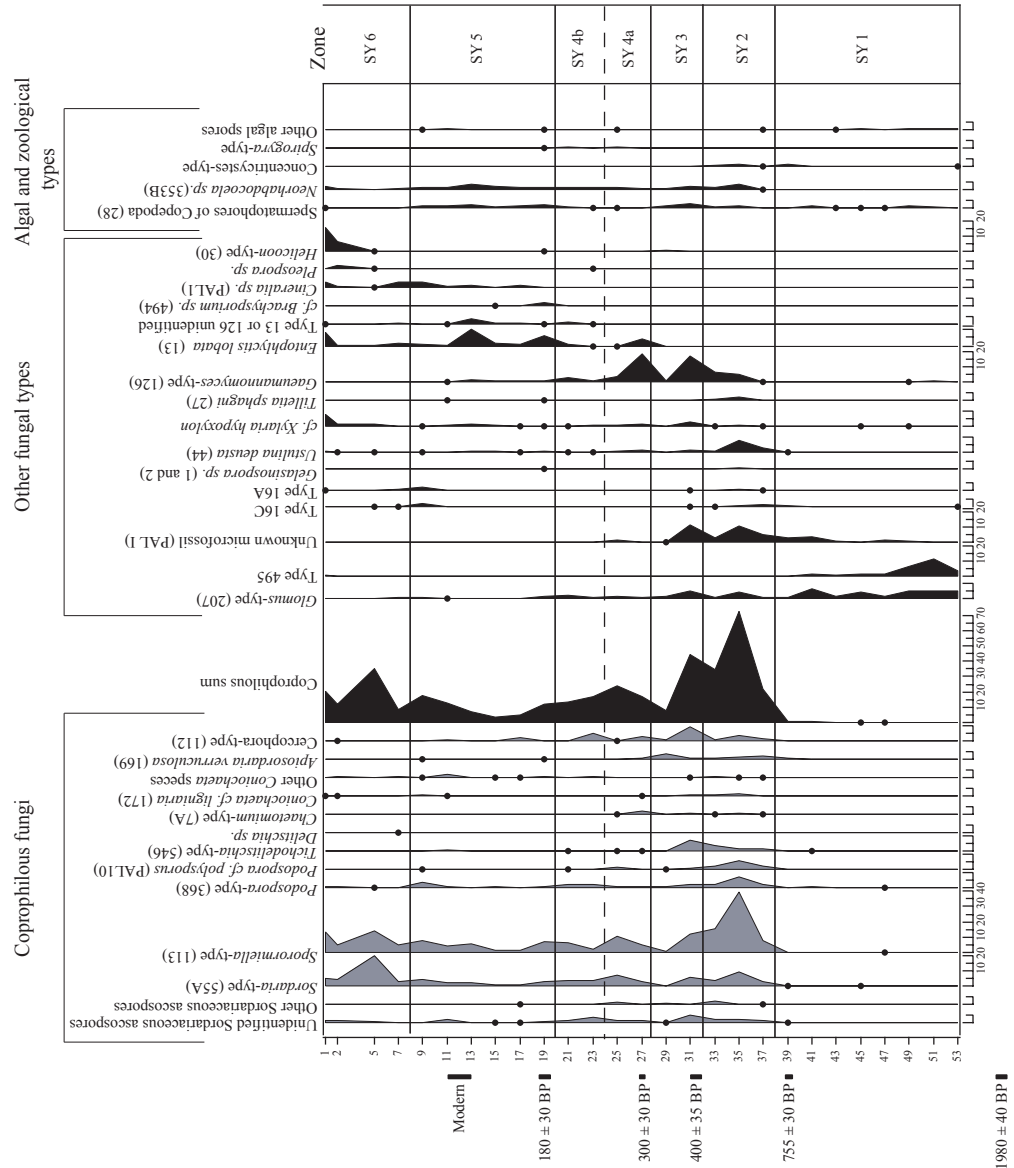


Fig.4. 5 : Non-pollen palynomorphs diagram from Sourzay's peat bog in the Iraty mountains of the Pays Basque. The non-pollen palynomorphs (NPP) are expressed as percentages of the total pollen sum. Selected NPP types are shown and grouped as follow: Coprophilous fungi, others fungal spores, algal and zoological types.

4.3.2.2 RDA reconstruction and Best modern analogs

RDA and best modern analogs method have been used to infer the pastoral history of Sourzay's sequence based on numerical comparison of the modern and fossil pollen assemblages.

Twenty seven supplementary samples, the fossil ones, were added in the modern correlative RDA model. They are considered as passive samples and do not influence the definition of the ordination axes. Nevertheless, their position on the first three axes of the RDA (both significant), respectively correlated to degree of openness, soil richness and grazing pressure, inferred land-use information's for the last two millennia. Their relation to the actives samples (modern pollen spectra)

and the relevant variables (e.g. vegetation types) can still be analyzed on the ordination diagram (Fig.4. 6).

Four different groups are identified on the ordination diagram (Fig.4. 6a and Fig.4. 6b) and can be interpreted as follows:

(1) Samples Nos. 57-33: opened samples on rich soils with poor pastoral activities (e.g. trampling and grazing). The adjacent environment of the fossil samples seems to be similar to two main vegetation types: CoeE N°4 and CoeE N°7. The first one provides information of the soil richness and also on the wet conditions of the peatbog for this period. The second one suggests that its vicinity was used as an extensive pastureland, weakly frequented by the livestock. Within this group, some discrepancies on the grazing pressure can be observed: e.g. RDA axis 3 contrasts samples more or less grazed and trampled, such as for samples 49-47-43 and 37 which present a lower grazing pressure, whereas the others, clearly as sample 45, are more related with grazing pressure.

(2) Samples Nos. 31 and 27-21: more or less opened samples with a less soil richness, grazed and trampled. The adjacent environment seems more complicated than for the first group. Samples 25 and 23 tend to present a higher soil richness value than the others. Within this period, the grazing pressure is more important than for the previous one, but the intensity can switch between the samples. Samples 25 and 21 are strongly related to axis 3 (high grazing pressure) and to CoeE N°2 (modern overgrazed community). Whereas sample 23 is more similar to CoeE N°6 (grazed highland community) and samples 31 and 27 (in the center of the graph) seem to be not as opened as the other. Indeed, they border a forested period which is represented by sample 29.

(3) Samples Nos. 29 and 19-7: forested samples, on rather rich soils, and more or less grazed/trampled. The vicinity of the peatbog is clearly more forested than for the previous and following periods. The projection of the fossil samples shows a clear gradient of the grazing pressure within the group. A decrease in the grazing pressure is initiated with samples 19 and 17 follows by a stop in pastoral activities (samples 15 and 13), then the grazing pressure increase with samples 11, 9 and 7. Within the group, sample 9 present the most intense pastoral activity.

(4) Samples Nos. 5, 2 and 1: semi-opened samples, with poor soil richness, grazed and trampled. A peak in pastoral activities is registered for sample 5 and then a decrease in the grazing pressure is observed.

The projection of fossil samples onto the arrow of the grazing variable gives the approximate ordering (value) of the samples for the selected variable (Fig.4. 6b). These values can be used to evaluate the evolution of the grazing pressure for the last two millennia (Fig.4. 8).

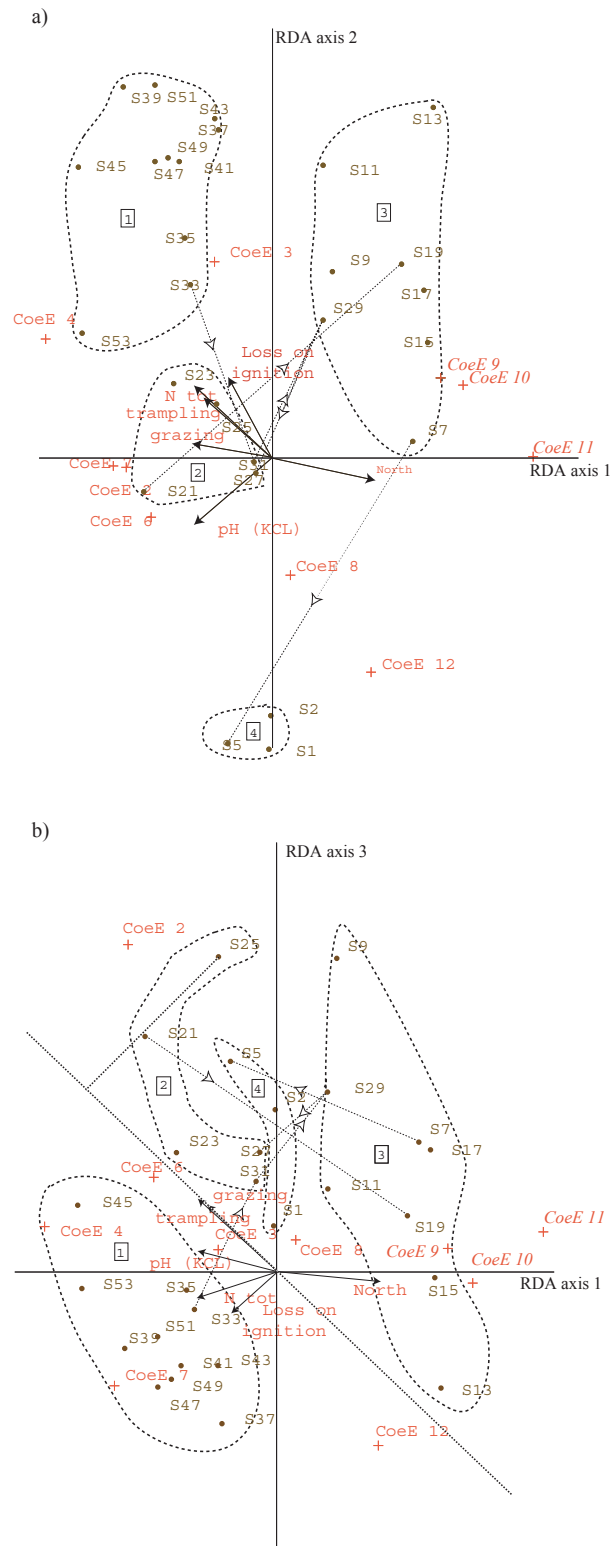


Fig.4. 6 : Plot of the 27 Sourzay fossil pollen samples (black dots) positioned as “passive” samples on the RDA axes with explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (crosses) and quantitative variables with solid arrows) and four passive variables (italic). Clusters of sample scores (1-4) have been delimited by eye and are joined up in stratigraphical order. a) Fossil samples and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Fossil samples and environmental variables on RDA axes 1 and 3.

The best modern analogues method was also tested to compare fossil and modern pollen assemblages; this method is complementary to the previous one.

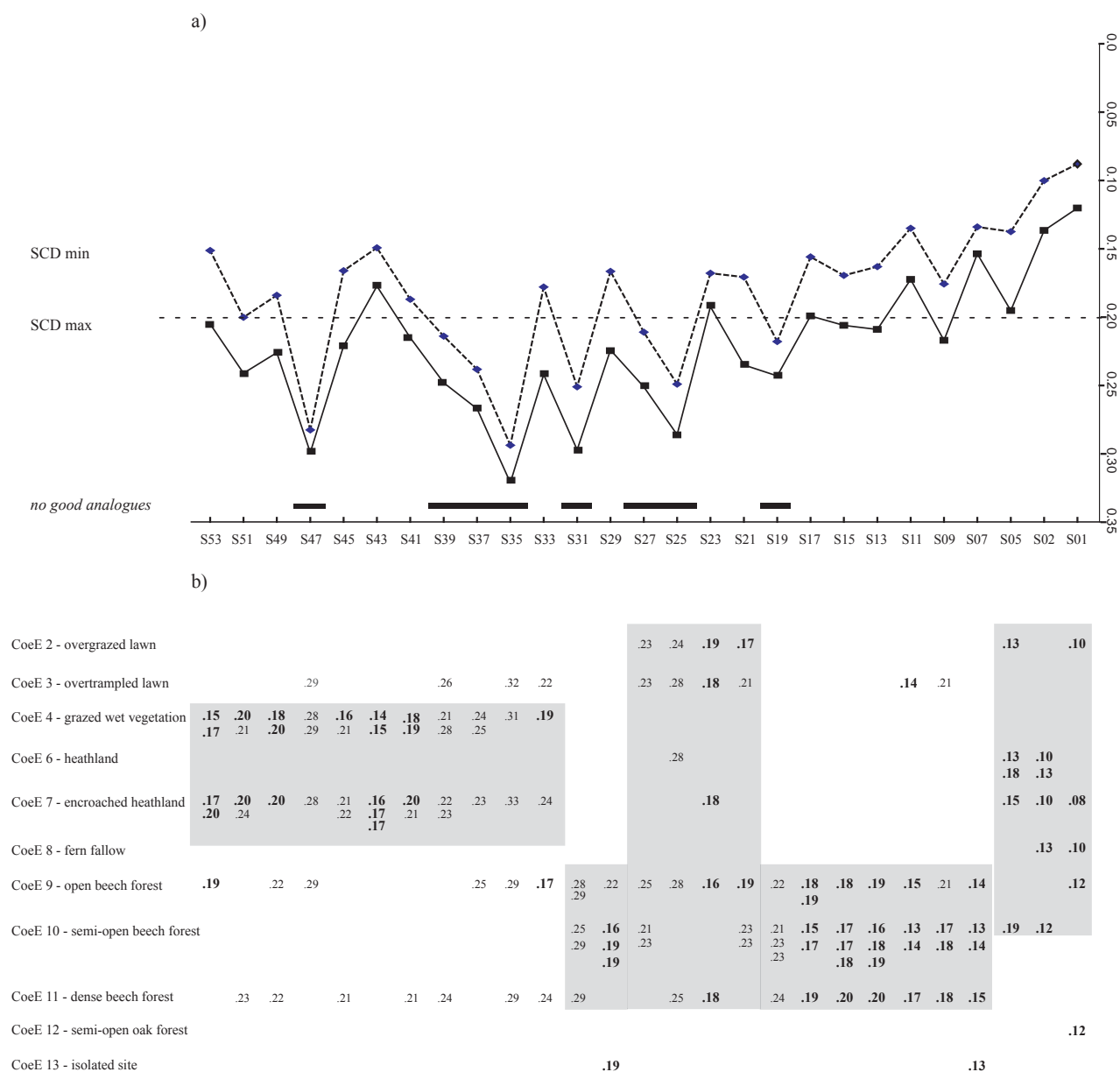


Fig.4. 7 : Best modern analogues with identification of the best modern vegetation types analogues for each fossil pollen sample. a) SCDmin (dotted line) is the distance between the closest modern analogue and the fossil sample and SCDmax (close line) between the lowest modern analogue and fossil sample. When both SCDmin and SCDmax are more than 0.2 (cutoff values), no good analogues have been identified. b) Five modern vegetation types identified for each fossil pollen samples and their squared distance values, relevant SCD values are indicated in bold.

The method compares numerically, using a dissimilarity measure (squared chord distance - SCD), each fossil assemblage with the modern set of 71 spectra. Only a modern analogue with a SCD value less than 0.2 can be considered as good analogue. The SCD was used to find a set of five most

similar modern analogues of the fossil spectrum. The SCD between the closest modern analogue and the fossil sample is called SCD_{min} and the SCD between the lowest modern analogue and fossil sample is called SCD_{max} (Fig.4. 7a). Calculation of these two values indicates the time period for which no good analogues were found (both values <0.2). The vegetation environment of the fossil sample is inferred to be the modern vegetation type(s) of the analogous modern sample(s).

Four different groups related to distinct vegetation types are identified on the Fig.4. 7b. The first group, samples Nos. 53-33, is mostly related to two mains vegetation types, CoeE N°4 (grazed wet vegetation) and CoeE N°7 (encroached heathland). The second group, samples Nos. 31-29 and 19-7, represent a wooded phase with a forest environment more or less open (CoeE N°9, 10 and 11). The third group, samples Nos. 27-21, seems to be more heterogeneous as is related to different modern vegetation communities. The adjacent environment seems to present pastoral activities (mainly CoeE N°2) in forest (CoeE N°9, 10 and 11). The last group, samples Nos. 5-1, is a composite group with heathland communities (CoeE N°6 and 7), fern fallow (CoeE N°8) overgrazed lawn (CoeE N°2) and beech forest (CoeE N°10). This group seems to register a mosaic of vegetation, as it is currently the case.

Samples Nos. 47, 39, 37, 35, 31, 27, 25, 19, present SCD values > 0.2 . Therefore, the modern analogues and their corresponding vegetation types can't be considered as good analogues. It might be due to the fact that the modern data set is not sufficient in term of vegetation types, e.g. sample 25 could be a grazed forest, actually rare on the catchment and it's surrounding. If these samples don't find modern analogues, other fossil samples can find five corresponding analogues.

4.4 Discussion / Synthesis

The present study deals with the reconstruction of pastoral history in a mountainous context of south-western Pyrenees. The investigated area was restricted to a small watershed centred on the fossil sequence used for the reconstruction. The main goals of this study were (i) to use modern pollen analogues to infer pastoral history from the same geographical area and to interpret local-scale and extra-local scale pollen diagrams in term of pastoral activities changes; (ii) to validate these results with one other independent proxy, non-pollen palynomorphs, from the same fossil sequence and then (iii) to reconstruct the pastoral history with the additional help of archaeological remains and historical texts.

4.4.1 Modern pollen/vegetation/environment: a tool for interpreting local scale pollen diagrams in terms of pastoral activities.

4.4.1.1 Local Pastoral Pollen Indicators (LPPI) versus Regional Human Activities Pollen Indicators (RHAPI)

The modern data set focuses on traditionally managed vegetation types in a restricted area. These vegetation types (CoeE) present a wide variety in the degree of openness and grazing pressure. The correlative model, partial RDA of 61 modern pollen spectra and 13 explanatory variables (including CoeE) do distinct pollen assemblages from different CoeE. The RDA confirms the importance of degree of openness (axis 1) and edaphic conditions (axis 2) on the variation in the modern pollen data. The third axis shows that it is possible to distinguish the degree of grazing and trampling pressure and contrasts pollen assemblages from overgrazed vegetation (CoeE N°2) with extensive pastureland (CoeE N°7).

Asterioideae, *Cichoriodeae*, *Cirsium*-type, *Galium*-type, *Ranunculaceae*, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type, are positively linked with axis 3 and are correlated to a high grazing pressure. Most of these taxa are associated (AT) or strongly associated types (SAT), which means that their pollen indicate the local presence of the corresponding plants (Mazier *et al.*, 2006). They can be considered as Local Pastoral Pollen Indicators (LPPI). Therefore, the simultaneous presence of these taxa in fossil pollen assemblages can be interpreted as local grazing activities in the vicinity of the peatbog. Ten taxa, registered in modern pollen assemblages, are lightly or not surveyed in the surrounding vegetation on crystalline bedrock (Mazier *et al.*, 2006). Four taxa are never found in the vegetation, e.g. *Secale*, *Cerealia* indiff., *Chenopodiaceae* and *Artemisia*. Two taxa, *Plantago lanceolata* and *Urtica dioica*, are over-represented in the modern pollen data. *Plantago lanceolata* is mainly found in pollen assemblages on forested sites on aspects N and NW. *Urtica dioica* related to soil richness, can't be considered as a strict pastoral indicator, at least when low pollen values are registered. *Plantago media/major*, unassociated type, is never registered both in vegetation and pollen assemblages. *Rumex* sp., *Rumex obtusifolius*-type and *Rumex acetosa/acetosella* are weakly represented types. These ten taxa, commonly used as indicators of human activities (Behre, 1981), are not induced by pastoral activities in our area (negatively correlated to RDA axis 3). Their presence is mostly related to the prevailing wind which brings pollen from a wider cultural landscape, at least outside our investigated site. They don't traduce a specific land-use but can be considered as "Regional Human Activities Pollen Indicators" (RHAPI) in both modern and fossil pollen assemblages.

Therefore, the LPPI and RHAPI can be used to interpret respectively the local pastoral activities and the background human activities. It is possible to assess and distinguish more precisely the spatial distribution of land-use management between these two scales.

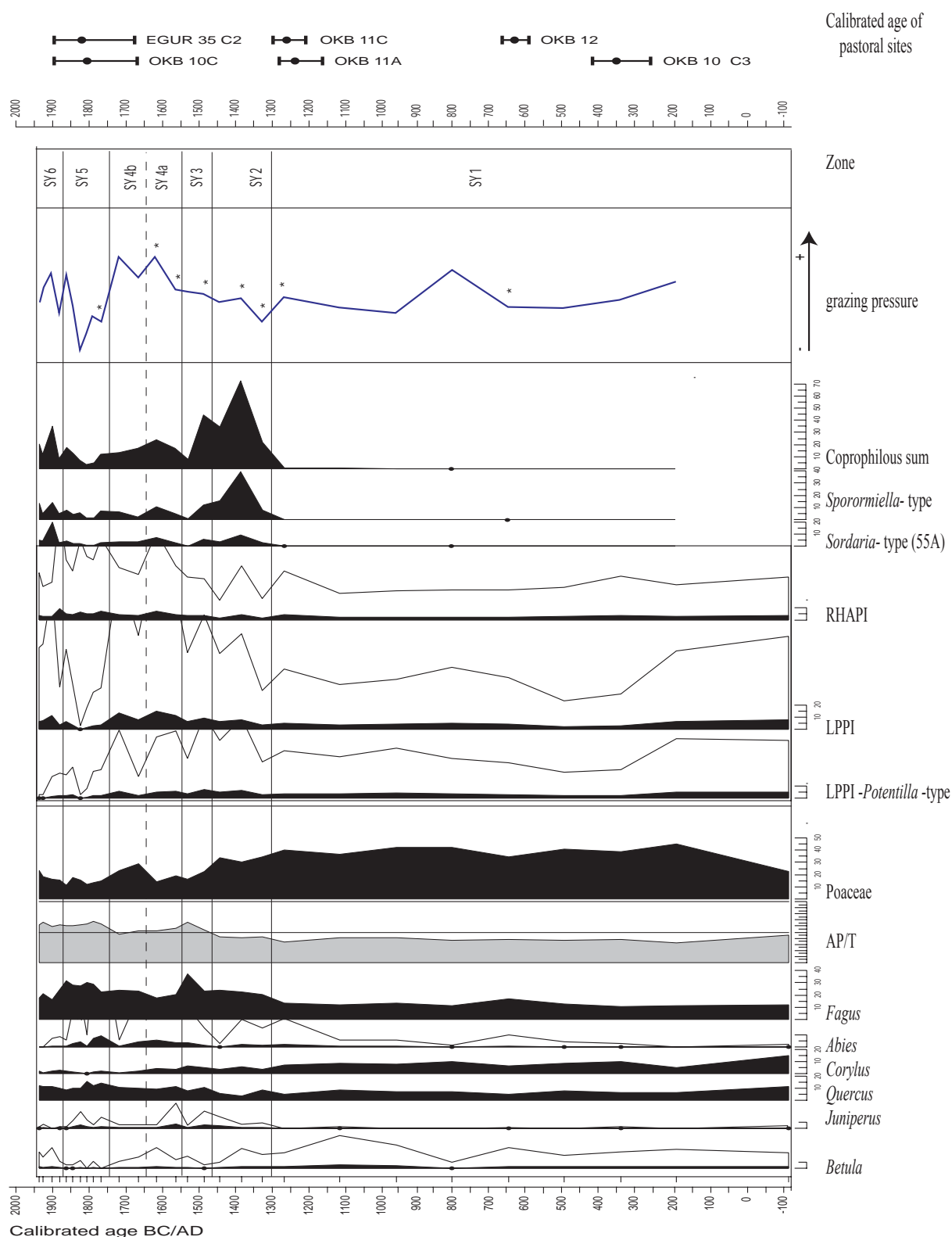


Fig.4. 8 : Synthetic figure with selected pollen and non-pollen palynomorphs taxa. Local Pastoral Pollen Indicators (with or without Potentilla-type), Regional Human Activities Pollen Indicators and coprophilous sum are shown. The grazing pressure has been estimated by projecting fossil samples onto the arrow of the explanatory grazing variable in the correlative model (Fig.4. 6b). No good modern analogs are indicated by *. Dated archaeological sites are mentioned and are localized on Fig.4. 1.

4.4.1.2 The use of modern pollen/vegetation relationships in interpreting local and regional human activities

The fossil samples used in this study for reconstructing past land-use have probably a small pollen source area, since they come from a small peatbog (less than 2 ha) with a restricted catchment area (Jacobson & Bradshaw, 1981, Sugita, 1993, 1994). Historical arguments prove that grazing was the main land-use in this mountainous area (Legaz, 2005). Therefore, the modern data set of pollen spectra from moss polsters was considered as appropriate to provide reliable reconstructions of local pastoral activities from the fossil pollen sequence of Sourzay. Both the method of the best modern analogues and the RDA identify the same groups (except for sample 33). The first method shows that some fossil samples have no good analogues in the modern pollen data set and the corresponding vegetation types. The lack of good modern analogues is not registered for early period but for transition periods between wet and dry peatbog conditions (e.g. samples 37-35) and also for a specific management of the forest, e.g. samples 27 and 25, which could traduce an intensive pastoral activity in forest. Actually, this situation is not observed on the investigated site, but would have probably existed before. The RDA reconstructions offer more information for the fossil samples about edaphic conditions and degree of grazing pressure. The projection of fossil samples on the quantitative grazing variable assesses the evolution of the grazing pressure through the last two millennia, in terms of abandonment, stabilization and extension of local pastoral activities (Fig.4. 8). The comparison between LPPI and RHAPI curves (Fig.4. 8) shows discrepancies for some time period, involving differences of land-use management between the surrounding of Sourzay peatbog and outside the watershed, probably the regional context. Discrepancies are mainly observed for the time period 350-450 AD, the end of zone SY3 and zones SY5 - SY 6. For the three first periods, the LPPI curve declines whereas the RAPI is still important, this indicates an abandonment of local pastoral activities on the area of Sourzay. But, regional human activities outside the watershed seem to be maintained. For the zone SY 6, in the beginning a decrease of local pastoral activities with an important human regional context is registered and followed by an increase of pastoral activities with a decrease in the human regional context. More interpretation of the curves (LPPI, RHAPI and pastoral activities) are further given in the pastoral history of Sourzay's peatbog.

4.4.2 Coprophilous fungi and Local Pastoral Pollen Indicators

Sporormiella-type is one of the most valuable dung fossil indicator (Davis, 1987, van Geel *et al.*, 2003, Davis & Shafer, in press). This type and *Sordaria*-type (van Geel *et al.*, 1981, 2003, van Geel & Aptroot, 2006), are the most frequently dung indicators encountered in palaeoecological studies. Other fungal spores, in combination with the previous one, can be used to assess the presence of herbivores such as *Apiosordaria veruculosa* (T169) spores (van Geel *et al.*, 1983, Davis, 1987,

Buurman *et al.*, 1995, van Geel *et al.*, 2003, Davis & Shafer, in press), *Podospora*-type (T368)(van Geel *et al.*, 1981, van Geel *et al.*, 1983, Davis, 1987, Buurman *et al.*, 1995, van Geel *et al.*, 2003, Davis & Shafer, in press), cf. *Podospora polysporus*, *Trichodelitschia*-type (T546) and *Delitschia* sp. (Lundqvist, 1972, Ellis & Ellis, 1998). *Cercophora* (T112), *Coniochaeta* (T172) and *Chaetomium* (T7A) -types are involved, in this study, in the coprophilous group. These species belonging to the *Cercophora*, *Coniochaeta*, and *Chaetomium* genres are found on various substrates such as charcoal, wood, dead wood, decaying herbaceous stems and leaves, clothes and dung (Lundqvist, 1972, von Arx *et al.*, 1986, Ellis & Ellis, 1998). Nevertheless, as it is the case in previous studies (Ralska-Jasiewiczowa & van Geel, 1992, Buurman *et al.*, 1995, Willemsen *et al.*, 1996, van Geel *et al.*, 2003, Blackford & Innes, in press), these Types can be indicative of grazing (dung) or other human activities (burning, forest clearing...). Unidentified Sordariaceous ascospores have been added to this group for the same reasons. Therefore, strictly dung fungi (*Sporormiella*-type) and others occasional or potential coprophilous types have been grouped together in a “coprophilous sum” curve, considering that (1) the main trend, given by *Sporormiella*- and *Sordaria*-types, is unchanged and (2), the occurrence of occasional or potential dung fungi included in this group, if not directly linked with local presence of dung as substrate, can be due to human activities in the surrounding of the peatbog and represent a gain of information to our study. These spores, like most of the other fungal spores, are not registered for zone SY-1, a wet phase which could limit the development or conservation of the fungi spores.

In Fig.4. 8, *Sordaria* and *Sporormiella* -type’s curves, the most valuable indicators of cattle presence, are added closed to the coprophilous sum curve in order to improve the goodness of fit between two different and independent proxies: Local Pastoral Pollen Indicators and the coprophilous fungi. The coprophilous fungi, indicators of local pastoral activities, show exactly the same trends than the selected LPPI, including *Asterioideae*, *Cichoriodeae*, *Cirsium*-type, *Galium*-type, *Ranunculaceae*, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type. This result confirms the local pastoral value of the LPPI. The comparison of the curves, LPPI (with *Potentilla*-type or not) and the coprophilous fungi on zone SY-6, tends to show that *Potentilla*-type, usually considered as an ubiquist taxa, seems to react to the grazing pressure. Therefore, its inclusion in the LPPI group is validated.

4.4.3 Pastoral history of the surroundings of Sourzay’s peatbog: a hypothetical scenario

The combination of different proxies (pollen such as Local Pastoral Pollen Indicators, Regional Human Activities Pollen Indicators and non-pollen palynomorphs such as coprophilous fungi), different methods (RDA reconstruction, best modern analogues) provides a useful tool for reconstructing the nature and intensity of pastoral activities at the scale of Sourzay’s watershed (Fig.4.

8). The following potential scenario is based also on available historical texts, archaeological (transhumant sites, Fig.4. 1) and ethnoarchaeological data (Rendu, 2003).

1st century BC – 14th century AD (SY-1): open wetland – extensive pasture

During this period, pollen assemblages and numerical analysis indicate that the surrounding vicinity of the peatbog was represented by a mosaic pattern of openland (CoeE 7) and wetland communities (CoeE 4, presence of wetland pollen: Apiaceae, Dipsacaceae, *Scabiosa* and *Sphagnum*). The lack of coprophilous fungi could be induced by moisture conditions; nevertheless both the LPPI and RHAPI curves suggest local and regional human activity. A detailed interpretation of all available information shows variations of local pastoral management and four periods are described below. (1) From 100 BC to 250 AD, the vicinity of the peatbog seems to be weakly frequented, with a regularly and/or a seasonal occupation. The pastoral system was extensive and probably mobile described by a small number of cattle. Although, the pastoral activity outside the watershed was attested in earlier period by the occupation of cave sites (Marembert, 2000) for the Neolithic period, settlements remains for the Bronze Age (Galop *et al.*, 2004), and burial monuments for the Bronze and Iron Age (Blot, 1995), the period of Antiquity is, for the moment, poorly documented. For the Antiquity, the knowledge of the pastoral activity in this region depends on organic matter levels, cattle dung deposits, in the cave site of Mikelaunen-zilua (2 km to the northwest of the watershed) (Marembert, 2000) and the registration of pollen indicators of human activities (RHAPI) in the fossil pollen sequence. (2) For the period 250 AD to 550 AD, a decrease in local pastoral activities is registered (RDA reconstructions, curves of LPPI and grazing pressure). Nevertheless, the presence of human and domesticated animals is observed, dated shepherd's hut (OKB 10), on the crest of the mountains outside the watershed. This presence could explain, in part, the proportion of RHAPI registered in the fossil pollen assemblages. (3) From 550 to 1200 AD, an increase of the local pastoral activity (LPPI) is observed whereas the general human context (RHAPI) is stable and attested by dated shepherd's hut (OKB 12). (4) At the end of the zone SY-1, corresponding to the 13th century, both the LPPI and RHAPI increase, suggesting that the local pastoral activity increase simultaneous to the regional human activity. Moreover, this period corresponds to a dry phase of the peatbog and the first signal of coprophilous fungi was registered. This period is well documented by historical texts for the regional context (Legaz, 2005) and archaeological remains outside (OKB 11) and inside the watershed (Galop *et al.*, 2004). Written sources mention the competition between two main abbeys (Roncevaux and Leyre) for the pannage in the mountains and the transhumance roots to assess to this region (Miranda, 1993, Fortun, 1994). At the same time, archaeological structures (OKB 11, 11A), actually in the border of the forest, with livestock enclosures are built on the crest of watershed. This archaeological system may traduce a new strategy in the pastoral system and suggests an evolution from extensive to intensive pasture system, induced by more animals and modification of the practices.

14th – ca. middle 16th century (SY2-SY3): expansion of the pasture – various land-use management

The drying-out of the peatbog is revealed by loss or decline of hygrophYTE plant taxa (*Sphagnum*, Dipsacaceae, Apiaceae...) and increase of Cyperaceae. The change in moisture condition would probably explain the use of the peatbog as a pasture which is traduced by a peak of coprophilous fungi in the fossil assemblages. The central Middle Age corresponds to a progressive increase of local pastoral activities, suggesting by the signal of LPPI and the peak of coprophilous fungi. However, this period presents clearly three signs of decrease in local and regional human activities (decline of the LPPI, RHAPI and coprophilous fungi). These decreases traduce different scenarios according to the land-use management between local and regional scales. (1) The first decrease, beginning of the 14th century, is revealed by a decrease in local (LPPI, coprophilous fungi) and regional (RHAPI) indicators and an increase of tree taxa (*Fagus*) and shrubs (*Juniperus*). All these information describe a general decline of human activities for the two scales, linked to demographic (plague recorded in 1348-1362) and socio-economic crisis. Historical texts mention that the populations of the mountains were highly affected which induce abandonment in pastoral and forest activities (Goyhenetche, 1998, Legaz, 2005). (2) The second decline is recorded in the beginning of the 15th century. The indicators of human activities decrease for the two scales, which could be a consequence of demographic crisis attested by census in 1442 linked with the previous plague (Legaz, 2005). (3) The third decrease is registered between the end of the 15th century and the beginning of the 16th century. Only the local pastoral activities decline which is shown by abrupt decrease of both LPPI and coprophilous fungi. Whereas, pollen indicators of regional human activities (RHAPI) tend to increase, this suggests an expansion of regional human activities (Goyhenetche, 1998, Legaz, 2005). Therefore, the decrease, focused on the watershed of Sourzay, is traduced by a local reforestation of beech and fir. The watershed isolated from the principal pastoral areas (Artxilondo, Occabé) was probably not used in the first time on the pastoral expansion. The temporary utilisation of the area would have been restricted to the edge of the forest linked to a sylvo-pastoral system.

On the basis of typological criteria (Rendu *et al.*, 2004), the dates of archaeological sites (N° 42, 43 and 55 on Fig 1.) in the vicinity of the peatbog were assigned to a time window from 15th to 19th. Due to the lack of radiocarbon dates, these sites can't be directly correlated to the pollen and non-pollen palynomorphs signal. Nevertheless, they indicate temporally occupation of the watershed with movement and abandonment of the structures within this period. This fact is in good agreement with the scenario of instability described by both pollen and coprophilous fungi signal and statistical analysis.

Middle 16th century – Middle 17th century (SY4a): grazed forest

This period is characterised by a general increase of human activities recorded for the two scales: local (LPPI and coprophilous fungi) and regional (RHAPI). Historical texts indicate deforestations and creation of new agro-pastoral areas in adjacent valleys (Legaz, 2005). Due to this increase of grazing pressure, the vicinity of the peatbog is used again for pastoral and forest activities. According to the results of best modern analogues method, the edges of the forest were probably closed to the peatbog. The increase of *Pteridium* and *Calluna* (Fig.4. 4) traduce the installation of heathland, probably similar to those observed today. Their presence could be favoured by regular burning (Métailié, 1981); i.e ericaceous species have a good capacity for vegetative reconstruction after a fire (MacDonald *et al.*, 1995, Canals & Sebastia, 2002). The use of *Pteridium* to interpret pollen diagrams should be used with caution; although an increase of *Pteridium* spores is probably a safe indicator that bracken was growing close to the site, a decline may not be ecologically significant (Tinsley, 2001).

Middle 17th century – Middle 19th century (SY4b-SY5): forest regeneration

A decrease of both regional and local signal of human activities is observed around 1650 AD. The decline of the curves LPPI, RHAPI and coprophilous is recorded in the same time as an increase of *Fagus* which traduce a reforestation. Further, a brief increase for local pastoral activities is registered in the fossil spectra.

The time window 1750-1850 AD corresponds to an intense decrease of pastoral activities around the peatbog, which is traduced by a decline of the indicators of local activities. Whereas, the RHAPI tend to indicate that regional human activities are still maintained outside the watershed. This is confirmed by dated archaeological sites (EGURG 35 and OKB 10C) discovered on main pastoral areas outside the watershed. The land-use management of the watershed seems to be similar to those observed for the Middle Age. This would confirm our hypothesis that the watershed would be considered as a marginal area, its use would depend on the grazing pressure on the main pastoral areas. The abandonment of the watershed favoured the progression of *Fagus*, *Abies* and *Juniperus*. This phase of regeneration, with a maximum in the beginning of the 19th century, is reflected in the actual structure of edges of the surrounding forest (Métailié & Le Caro, 2000) and confirmed by forest mensuration on the component beech of these edges. These measures revealed two distinct population of beech, respectively dated to 160-200 and 245-350 years old (Mougin, 2002). The two populations are linked to regeneration phase induced by a decline in local pastoral activities and recorded by pollen and non-pollen palynomorphs data. The origins of the last regeneration phase can be deduced from historical texts (Brocas & Legaz, 2005) and several explanations can be proposed: this zone could have been declared as a no man's land due to disturbances between France and Spain linked to border delimitation (Arvizu (de), 1992). One other possible scenario could be the usual competition between

pastoral and forest activities. Forests were exploited for charcoal and tree production. Finally and probably, the watershed is considered as a marginal area, only used when the grazing pressure is too high to be supported by the main pastoral areas. When the grazing pressure decreases, the watershed would be one of the first abandoned areas. This land-use management is currently the case.

The last century (SY-6): pasture expansion

The last century corresponds to a clear increase of local pastoral activities described by a variation of the grazing pressure which are recorded by the LPPI and coprophilous fungi. This new expansion of pasture area is also reflected by a decrease of *Fagus* and *Abies*. Texts from forest office indicate a pastoral site in 1905 close to the one actually on the watershed. These texts also mention an overexploitation of fir wood in this area which involves the disappearing of the species in the forest. The decrease of RHAPI tends to suggest a decline in the regional human activities and corresponds to the general context of agro-pastoral decrease in the Basque country for the beginning of the 20th century.

4.5 Conclusion

The challenge of this study was to match modern and fossil proxies (pollen and non-pollen palynomorphs) with available archaeological and historical data on one target area, in order to reconstruct local pastoral activities for the last 2000 years. This interdisciplinary study is one of the first realized in the Pyrenees mountains and reveals encouraging results.

The modern analogues were selected to cover a wide range of plant communities, natural and human-induced vegetation types. The modern data set was used to test if different grazing pressure and degree of openness do produce distinct pollen (Mazier *et al.*, 2006) and non pollen-palynomorphs assemblages (Cugny, 2004, Cugny in progress). The correlative model, RDA of 61 modern pollen spectra and 35 external variables, shows that wooded, opened, grazed and nitrophilous sites are clearly separated from each other. The model distinguishes two pools of taxa which provide different information about the nature and spatial extent of human impact of the landscape. The first pool includes *Asterioideae*, *Cichoriodeae*, *Cirsium*-type, *Galium*-type, *Ranunculaceae*, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type. Their occurrence in pollen assemblages indicates, in mostly case, the local presence of corresponding plants (Mazier *et al.*, 2006) and traduces pastoral activities (taxa positively correlated with grazing and trampling activities). Therefore they can be considered as “Local Pastoral Pollen Indicators” (LPPI) for this mountainous region on crystalline bedrock and could be used to reconstruct pastoral activities from fossil pollen signal at the watershed scale. Other taxa, commonly used as indicators of human activities (Behre, 1981) in palaeoenvironmental studies, are characterized by long-distance transport and may originate from a wider landscape. Their presence generally implies

regional input, at least outside the studied watershed, and is not characteristic of specific land-use. *Artemisia*, *Cerealia ind.*, *Chenopodiaceae*, *Plantago lanceolata*, *Plantago major/media*, *Rumex acetosa/acetosella*, *Rumex obtusifolius*-type, *Rumex sp.*, *Secale* and *Urtica dioica* were grouped in the pool “Regional Human Activities Pollen Indicators” (RHAPI).

This study confirms that the systematic use of the classical indicator of human activities (Behre, 1981) defined for the northern Europe is not appropriate to reconstruct human activities in southern mountainous areas (Galop, 1998, Galop *et al.*, 2003). Similar approach applied in different countries or mountains (Gaillard *et al.*, 1992, Oeggl, 1994, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1998, 1999a, Räsänen, 2001, Court-Picon *et al.*, 2005, 2006), show some discrepancies for identified pastoral markers (Mazier *et al.*, 2006). The discrepancies could be explained by differences in geology, edaphic, altitude, temperature, wind roses, agro-pastoral practices and probably differences in pollen dispersal and productivity. Our study stresses that the interpretation of pollen diagrams from highland area, needs knowledge of local vegetation records from traditional managed area to provide evidence of vegetation and land-use changes in the fossil pollen assemblages.

In our patchy landscape, where variations in geomorphology, moisture, vegetation occur over small distance, opportunities for pastoralism could be fragmented and restricted to specific areas. Small peatbogs offer the possibility to sense the small scale of activity which characterizes the mountainous environment (Davies & Tipping, 2004), as reflected in vegetation mosaics (Mazier *et al.*, 2006). Moreover the small catchment of our selected peatbog render it sensitive to the adjacent plant communities, to local small-scale events and anthropogenic interference. Both moss polsters and this peatbog should present a small pollen source area (Bradshaw, 1981, Sugita, 1994, Broström *et al.*, 2005). Therefore, the modern pollen assemblages from moss polsters should be accurate to be compared to the fossil signal.

RDA reconstruction and the best modern analogues applied to one pollen sequence (Sourzay) give the same results. The first one offers more information about the intensity of the grazing pressure and its variation within fossil samples. It demonstrates the potential use of reconstructing vegetation changes in a patchy pastoral landscape and provides a curve of grazing pressure for the last two millennia. The second approach shows that some fossil samples have no good analogues in the modern pollen data set and the corresponding vegetation types. Modern analogues are missing for grazed forest and transition phase of the peatbog dynamic. The modern data set could be improved by sampling outside the watershed in the same crystalline bedrock.

The NPP data, coprophilous fungi, as a new proxy complements, validates the pollen data to interpret changes in local pastoral activities. In particular *Sordaria*-type and *Sporomiella*-type are very closely related to the Local Pastoral Pollen Indicators curve. The two proxies, LPPI and coprophilous fungi, show the same trend and seem to react simultaneously to a decrease or increase in the grazing pressure. This result demonstrates that the identified pastoral indicators are relevant for our region and

that pollen and NPP, even with few percentages, can be used as a predictive and robust tool for sensing the spatial dimensions and intensity of local pastoral activities.

Multi-proxies data combined with historical texts and archaeological sites are used to propose a local pastoral history of the watershed for the last two millennia. All the available information seems to indicate, for some time periods, different land-use management between local and regional landscape-scales. The watershed would be a marginal area used when the grazing pressure in the adjacent valleys and main pastoral area is too intense. It would be one of the first abandoned areas when regional human activities decline, which could be due to low pastoral value of the grazing areas, steep slopes, restricted area with no visibility on the surrounding landscape. Pastoralist would prefer large pastoral areas when the number of cattle can be supported. Their presence, outside the watershed for these key periods, is attested by dated archaeological sites chronologically distinct.

Defining the period, duration and spatial extent of occupation would need more dates on archaeological sites. Recent excavations reveals shepherd's huts and enclosures on the watershed, their dates would be useful to precise or correct our scenario. Multiple pollen profiles from small peatbogs in this region, would allow a better understanding of the spatial dimensions of pastoral activities. A more spatially precise approach for small peatbog selections would enable palynologists to work at human scale, generating data which are applicable to archaeology and inversely (Davies & Tipping, 2004). Furthermore, quantitative approach can be developed to estimate the relevant source area of pollen registered by moss polsters and fossil pollen samples from Sourzay in order to assess the spatial distribution of the vegetation communities around the fossil pollen sequence for different time windows.

Acknowledgements

This study was possible thanks to the help of a number of people integrated into the collective research program ATIP-CNRS « Paléoenvironnement et Archéologie pastorale » (coordinated by D. Galop and C. Rendu) and the « Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation en montagne basque » (Ministry of Culture and SRA Aquitaine, coordinated by D. Galop).

We are grateful to the persons involved in the Swiss National Science Foundation (SNF) project NCCR Plant Survival, module PS6 « *Pattern and long-term changes in pasture-woodlands: Complex interactions in a traditional type of agro-forestry* » (coordinated by C. Scheidegger 2001-2005) for their advice on the integrated synusial approach and vegetation analysis.

Chapitre 5: Pollen productivity estimates and Relevant source area for major taxa in a pasture woodland (Jura mountains, Switzerland)

Florence Mazier, Anna Brostöm, Shinya Sugita, Pascal Vittoz and Alexandre Buttler

Paper submitted to THE HOLOCENE

ABSTRACT

Pollen productivity estimates (PPE) for eleven tree and herb taxa based on modern pollen and vegetation data were obtained for a pasture woodland landscape of the Jura Mountains, Switzerland. The PPE is the key for quantitative reconstruction of past heterogeneous landscape from fossil pollen record in the same study area. Pollen assemblages from mosspolsters and distance classified vegetation data were collected at 20 randomly selected sites. PPE, Relevant source area of pollen (RSAP), and background pollen were calculated using three ERV submodels and different distance weighting functions. In this semi-open region, most of the taxa present equal or higher pollen productivity than Poaceae. *Abies*, *Picea*, Rubiaceae and *Trollius europaeus* produce more pollen than Poaceae, whereas *Fagus*, *Plantago media* and *Potentilla*-type produce rather the same quantity. *Acer*, Cyperaceae, and *Plantago montana*-type are low pollen producer. The RSAP for moss polsters in this specific semi-open region is c. 300m as inferred from empirical pollen and vegetation data. Results show discrepancies in PPE and RSAP depending on which ERV submodels and distance weighting method is used. Although ERV submodel 1 with 1/d distance weighting presents the best fit for our dataset, PPE values seem to be sensitive to the distance weighting used, especially for heavy pollen (i.e. *Abies*). Therefore, taxon specific distance weighting was preferred to calculate PPE.

Keywords: Pasture woodland landscape, relevant source area of pollen, pollen productivity estimates, ERV models, distance weighting function, pollen-vegetation relationship, mosspolsters.

5.1 Introduction

Fossil pollen records present a great potential to quantitatively reconstruct past vegetation communities and their distribution for different time periods. The reliability of such a reconstruction requires a detailed understanding of the spatial scale represented by pollen assemblages, involving the differentiation between pollen input from the local scale and the regional scale. Interpretations of pollen diagrams depend on detailed understanding of the complex pollen-vegetation relationship for the two scales in both present and past landscapes. The size of the pollen source area reflected in pollen assemblages varies and depends on the size of the pollen deposition (Jacobson & Bradshaw, 1981, Prentice, 1985, Sugita, 1994), the spatial distribution (local and regional) of vegetation patches and their extent (Sugita, 1994, Bunting *et al.*, 2004, Broström *et al.*, 2005, Nielsen & Sugita, 2005). Both empirical and simulated studies estimate the pollen source area reflected in the pollen assemblages in different vegetation types from various basin deposition type (Sugita, 1994, Calcote, 1995, Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2005, Bunting *et al.*, 2005, Nielsen & Sugita, 2005). The two major factors that control the pollen representation of the surrounding vegetation in a basin of a given size is the pollen productivity and pollen dispersal ability of the plant taxa (Prentice, 1985, Sugita, 1994).

Several studies have been developed to correlate pollen assemblages and surrounding vegetation within forested areas (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Prentice, 1985, Sugita, 1994, Calcote, 1995, Bunting *et al.*, 2005). One recent study explores the pollen/vegetation relationship for open and semi-open landscapes and produces pollen productivity estimates for major taxa of the southern Sweden (Broström *et al.*, 2004, Broström *et al.*, 2005). However for central Europe, such approach has never been developed until now, only Soepboer (accepted) focused on pollen productivity from lake surface sediments within an agricultural landscape of the lower Swiss plateau.

The aim of this study is to provide pollen productivity estimates for key herbs and trees taxa characteristics of semi-open pasture woodland in the Jura Mountains, Switzerland. This will be the first contribution to the development of robust tools for the quantitative reconstruction of vegetation change in mountainous landscapes in central Europe using the Landscape Reconstruction Algorithm approach suggested by Sugita (in press-b, in press-a). Moreover, methodological issues on which calibration sub model and type of distance weighting method for vegetation data is suitable for obtaining robust results are explored.

Pollen productivity estimates (PPE) and background pollen can be calculated from modern pollen and vegetation data using ERV (extended R-value) submodels (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). The pollen-vegetation relationship can be modeled by using a linear regression equation on which the slope (PPE) and intercepts (background) for individual taxa

can be estimated when pollen data and distance weighted vegetation data are available (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). Plants growing close to a sampling point are expected to have greater influence on the composition of the pollen assemblages than plants growing at greater distance. Therefore, ERV submodels compare pollen assemblages with vegetation at a range of radii to identify the area around the basin beyond which the correlation between pollen and vegetation does not improve. This area has been defined by Sugita (1994) as the relevant source area of pollen (RSAP) and PPE are most reliable if they are calculated at, or beyond this distance from the sampling point.

Broström (2004) demonstrates the influence of the method of vegetation analysis on both RSAP and PPE. In order to obtain PPE comparable with previous study, the specific sampling design for pollen and vegetation data published by Broström (2004) has been used to estimate plant abundance at different distance classes.

In this paper, we present PPE for 11 taxa based on pollen and vegetation data from 20 randomly selected sites. At each site pollen was sampled in mossplots and vegetation data collected for each taxon in incremental series of 1m wide rings, from 0 up to 1500m. The detailed distance weighted vegetation data is necessary for analysis of the pollen/vegetation relationship and to obtain PPE and RSAP using ERV models. Moreover the present study 1) assess how goodness of fit and parameter estimates for ERV submodels are influenced by distance weighting functions (inverse distance, inverse-squared distance and taxon specific dispersal model); 2) compare parameters and model fit between three ERV submodels currently available (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994).

5.2 Theory

The pollen/vegetation relationship can be expressed using a linear regression equation for each taxon i . The model was first used by Andersen (1970) with the basic assumption that the pollen loading of taxon i at site k is linearly related to its abundance in the vegetation within some specified area surrounding the site k . This model have been further modified to correct the 'Fagerlind effect' (Fagerlind, 1952, Prentice & Webb III, 1986) when percentages data are introduced for the pollen component rather than absolute values. The Extended R-Value (ERV) model, with its three submodels, was developed to address this problem adding a specific site correction factor for site k (f_k), which is a function of the α and ω values for all taxa occurring at site k (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994).

The general form of the equation is:

$$p_{ik} = \alpha_i v_{ik} f_k + \omega_i$$

Where p_{ik} is the pollen proportion of taxon i at site k and v_{ik} is the vegetation term (proportion or absolute value) for taxon i . α_i is the slope coefficient for taxon i and expressed its pollen productivity. ω_i is the y-intercept for the taxon and is considered as the background pollen component for taxon i , coming beyond the defined area. One taxon is set to unity ($\alpha=1$), the PPE of the other taxa are calculated relative to this reference taxon.

The submodels differ in their assumptions about the background pollen component. ERV submodels 1 and 2 (Parsons & Prentice 1981; Prentice & Parsons 1983) are designed for data sets where both pollen and vegetation data are given as percentages. ERV submodel 1 assumes that the background pollen term is constant when expressed as a percentage, whereas ERV submodel 2 assumes that the species specific background component is constant relative to the total plant abundance of all the taxa involved. ERV submodel 3 (Sugita 1994) is used for data sets where pollen data are given as percentages but vegetation data is measured as absolute abundance and the model assumes constant background pollen loading. There is no real obvious reason to prefer one model from an other. The three submodels can be expected to give similar results if the background pollen loading is low compared to the total pollen loading (Jackson & Kearsley, 1998). Large differences between taxa in pollen productivity, and in vegetation composition among sites, might be expected to strain the approximation of submodel 1. While, submodel 2 would be less appropriate when there is large variation in total plant abundance among sites (Prentice & Parsons, 1983).

Maximum likelihood function scores is used to measure the goodness of fit between the pollen percentages and the distance weighted plant abundance once weighting is applied. The likelihood function scores are plotted against distance and the distance at which these scores approach an asymptote is an estimate of the radius of the relevant source area of pollen (RSAP) (Sugita, 1994).

5.3 Material and methods

5.3.1 Study area

This study was conducted in pasture woodland in the Swiss Jura Mountains (Fig.5. 1). The study site was mainly located in the Parc Jurassien Vaudois (PJV), combining mountain and subalpine levels with an elevation of 1100 to 1550 m. The climate is suboceanic characterized by mean annual temperature of 3-5°C (Bloesch & Calame, 1994) and annual precipitation of 1600mm (with 400mm of snow precipitation) regularly distributed on the whole season. The growing season is short with 120-

135 days and the soils are relatively dry due to the presence of calcareous layers with high permeability (Gallandat *et al.*, 1995).

Pasture woodlands are traditional semi-natural ecosystems with natural regeneration of grassland and woodland. Spatial patterns of vegetation in this sylvopastoral landscape are the result of old traditions and land-use practices combining cattle grazing and forestry. Sjögren (2006) suggests that such pasture woodland landscape came into existence in the seventeenth and eighteen centuries.

The modern landscape presents a gradient in the degree of openness between grassland, wooded pasture to open forests (more than 60% of the vegetation cover) and the vegetation is a complex mosaic of trees, shrubs and open grassland. This patchiness causes a very high vegetation heterogeneity and biodiversity (Gobat *et al.*, 1989). The forest patches are mainly on rock outcrops and steep slopes, whereas the grasslands are located on flat surface or in valley. Coniferous forests, with *Picea abies* and scattered *Abies alba* and *Acer pseudoplatanus*, are the dominant vegetation type over 1300m elevation. Broadleaved forests dominated by *Fagus sylvatica* are found on south slopes area under 1400m where there is no more cattle activity. Part of the vegetation of the Parc Jurassien Vaudois was surveyed and mapped by Vittoz (1998) and 32 plant communities were described by the integrated synusial approach (Gillet & Gallandat, 1996) in terms of its vegetation units, structure and species composition.

5.3.2 Sampling strategy

The region for sampling pollen and vegetation data was selected to represent supposed past pasture woodland landscapes in terms of species composition and vegetation structure. Broström (2005) emphasizes the importance of selecting sites randomly in the landscape to obtain reliable RSAP and PPE. The central point of each twenty sites was randomly placed on the existing vegetation maps (Fig.5. 1), with the constraints that a distance of at least 200 m around each sample should be included in the vegetation maps and that the circles around individual's points (radius 200m) do not overlap.

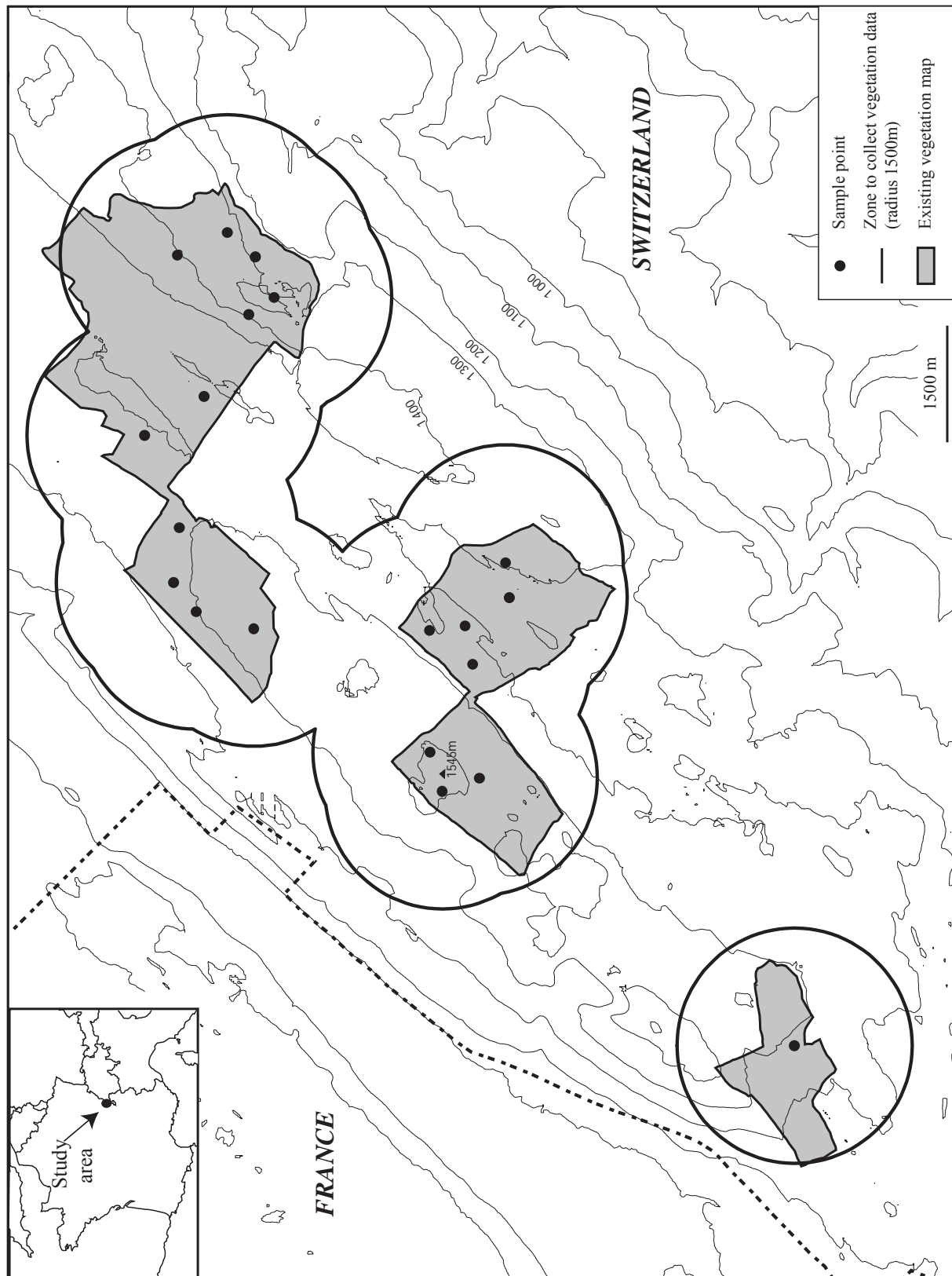


Fig.5. 1: The study area in pasture woodland of Jura Mountains, Switzerland. Location of 20 sites (dots) for pollen (moss polsters) randomly distributed on the existing vegetation maps. Zone to complete vegetation data outside the vegetation maps up to 1500 m from each sampling point is indicated by a line.

5.3.3 Pollen data

Moss polsters are commonly used as surface samples in studies of pollen productivity and dispersal (Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2005). They are assumed to record an average of several years of pollen deposition (Heim, 1970, Bradshaw, 1981), which is recommended since previous investigations have shown annual variation in pollen productivity (Hicks, 2001, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, Räsänen *et al.*, 2004). However, contradictory views exist as to the time span of pollen deposition retained in the mosses, which was thought to be between one to 15 years according to the type/species of moss collected and the part of the moss used for the analyses (Heim, 1970, Crowder & Cuddy, 1973, Bradshaw, 1981, Caseldine, 1981, Boyd, 1986, Cundill, 1991, Mulder & Janssen, 1998, 1999, Räsänen *et al.*, 2004). In order to calculate robust PPE which would not depend on a particular year of sampling, the whole sample, so not only the green part, was sampled and assumed to register more than one year.

Several subsamples of the mosses from different species, when it was possible, were collected within a restricted circular area of 0.5 m radius and mixed together into one sample per site (Broström *et al.*, 2004). They were processed following standard methods (Faegri & Iversen, 1989) and counted at 400 x magnification for the determination of the pollen grains. The pollen grains were identified by Jacqueline van Leeuwen (Institute of Plant Sciences, Bern, Switzerland) to the most precise taxonomic level as possible, using pollen keys (Punt *et al.*, 1976-95, Moore *et al.*, 1991, Reille, 1992-98). The pollen counts exceed a minimum of 850 grains, excluding aquatic plants and spores.

5.3.4 Vegetation data

Preliminary results on the relevant source area of pollen (RSAP) from simulated simple landscapes of pasture woodland (not presented) seem to indicate a RSAP of 700 - 800m (Mazier, unpublished, 2005). However, the vegetation was surveyed with good marginal from the pollen sample area outwards in concentric ring within 1500m radius around the moss polsters (Broström *et al.*, 2004). This approach enables distance weighting of the vegetation data which is required to use ERV submodels (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). The vegetation survey scheme, suggested by Broström *et al.* (2004), was adapted for the semi-open forested landscape of the Jura Mountains (Fig.5. 2).

The vegetation was surveyed in as much detail as was time and cost efficient. The vegetation survey was carried out at three scales, (1: 0 to 10m; 2: 10 to 100 m and 3: 100 to 1500 m) in summer 2003.

1- Vegetation survey within the area between 0 to 10 m radii (Fig.5. 2a).

Detailed vegetation data was collected at this scale. The method was derived from the “walking in circles” approach (Broström *et al.*, 2004). The percentage cover of each plant species, including trees, shrubs and herbs, was estimated visually within a metre-broad ring for each quarter (N-E, E-S, S-W, and W-N). An average percentage cover was calculated for each concentric ring.

2- Vegetation data within the area between 10 to 100m radii (Fig.5. 2b).

The position of tree species were surveyed along 12 equally spaced transects starting from the point and directed outward in direction defined with compass. At every transect, tree cover was estimated by projecting the leaves continuously in 1m wide bande for each 10m. Mean percentage cover along the 12 transects were calculated for each concentric ring (10 m width). Species composition for vegetation units mapped by Vittoz (1998) were available as digital maps. The species composition for herbs within each concentric ring was extracted from these maps using Geographical Information System (GIS).

3- Vegetation data within 100 to 1500 m radii (Fig.5. 2c).

Vegetation mapping outside the 100m radius was done from Colour Infra Red (CIR) aerial photographs at a scale of 1:10000m (photos from July 1986) using stereoscope. The composition of the vegetation units, classified according to Vittoz (1998), was obtained during field survey and from forest inventory data from the Canton de Vaud. The identified surfaces were digitalized into vector format using ARCVIEW (version 9.0). The software calculates the percentage coverage of each vegetation type in each concentric ring and converted those to plant abundance using species composition data (Table 5. 1).

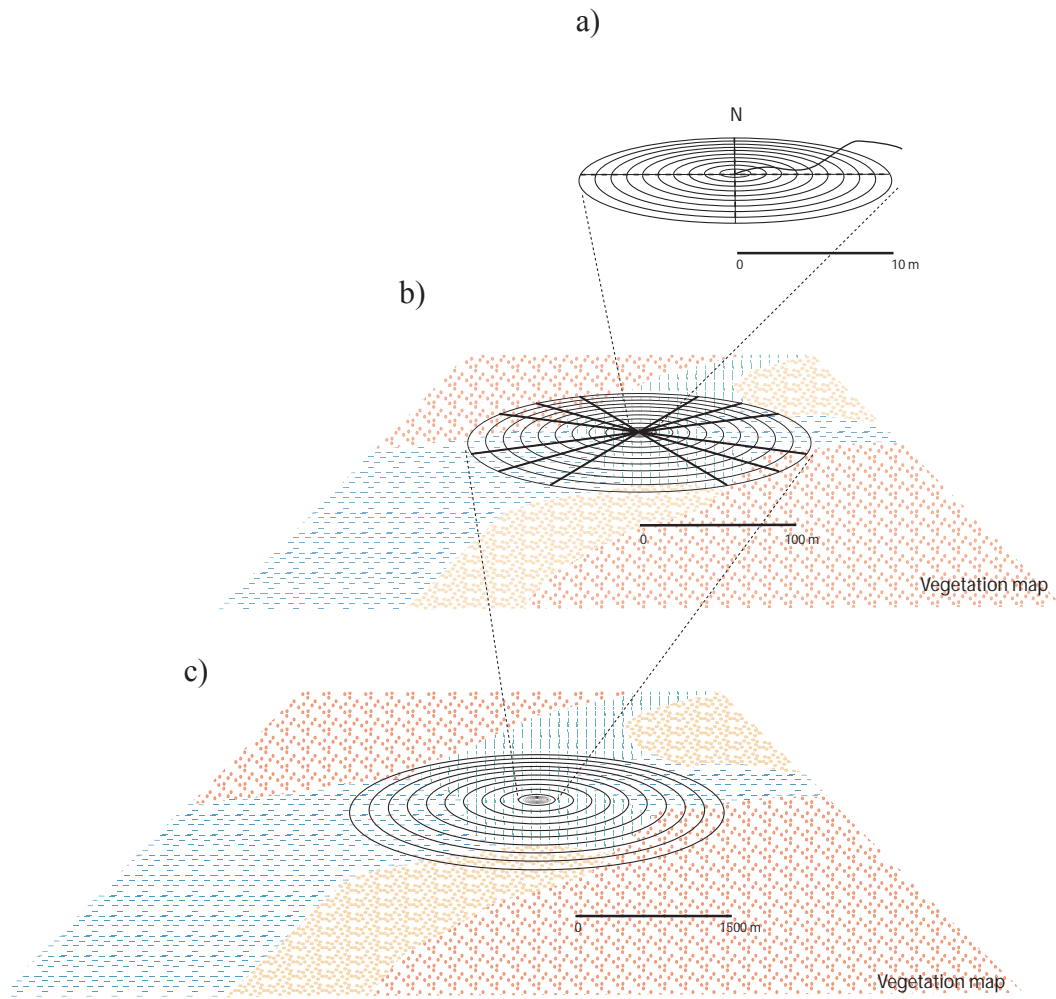


Fig.5. 2 : Vegetation design adapted from Broström *et al.* (2004) to collect vegetation data from 0 to 1500 m from sampling point. a) vegetation inventory per quarter within 0-10m distance (increment 1m), visual estimation of plant cover, b) vegetation inventory within 10-100 m (increment 10m) for tree taxa along 12 transects equally distributed per quadrat, visual estimation for tree cover and extraction from vegetation database (Vittoz, 1998) for herbs cover, c) interpretation of vegetation types beyond 100m (increment 1m) from CIR-aerial photos based on Vittoz's classification (1998). Extraction of tree and herbs cover from the database.

	Rich and poor fens	Raised bog	Spruce plantation	Nutrient poor thermophilic pasture	Intensively used pasture in small valley	Animal resting place	Intensively used pasture on steep slope	Pasture on shallow soil	Moderately intensively/mesotrophic used pasture	Pasture on slope on clayey limestone	Acidic pasture on deep soil	Nutrient poor thermophilic wooded pasture	Wooded pasture, intensively grazed	Wooded pasture on shallow soil	Moderately intensively/mesotrophic used wooded pasture	Wooded pasture with beech and maple	Limestone pavement with scattered trees	Abandoned pasture on deep soil	Density wooded pasture beech	Density wooded pasture with spruce	Wooded limestone pavement with variegated smallreed	Beech-fir forest on deep soil	Beech-fir forest shallow soil	Spruce-fir forest	Forest on slope with colluvium	Spruce forest on limestone pavement	Spruce-maple forest with megaherbs	Spruce-maple forest	Forest on slope on clayey limestone	Cliffs and rocks	Rocky grassland with southern aspect		
<i>Abies</i>																																	
<i>Acer</i>																																	
<i>Achillea</i> -type																																	
<i>Alchemilla</i> -type	1																																
<i>Brassicaceae</i>	2																																
<i>Calluna</i> -type	14	2																															
Compositae Subfam. Cichorioideae																																	
<i>Cyperaceae</i>	58	42																															
<i>Euphorbia</i>																																	
<i>Fagus</i>																																	
<i>Gentiana pneumonanthe</i> -type																																	
<i>Hypericum perforatum</i> -type	2																																
<i>Lolus</i> -type	1																																
<i>Picea</i>	15	70																															
<i>Plantago media</i>																																	
<i>Plantago montana</i> -type																																	
<i>Poaceae</i>	8	5	30	39	55	75	48	44	39	36	46	32	46	21	38	34	27	17	14	9	10	12	1	4	5	3	11	2	5	5	6	26	41
<i>Potentilla</i> -type	14	15		3					3	4	9	3	3	5	3	2	3	3	3	3	3	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	3
<i>Ranunculus acris</i> -type	1	1	1	1	6	2	3	1	2	1	2	1	3	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
<i>Rubiaceae</i>	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	10		
<i>Rumex acetosa</i> -type																																	
<i>Salix</i>																																	
<i>Sanguisorba minor</i> -type	1	1		8					2	7		6	1	2		6	6	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1		
<i>Sorbus</i> -type									1			2		4	1	2	7	10	10	2	5	7	6	6	6	8	8	9	8	5	12	13	6
<i>Trifolium pratense</i> -type	1			2	3	3	5	1	4	1	1	1	5	1	5	1	1	1															
<i>Trifolium repens</i> -type				2	9	5	9	2	4		5	1	8	1	4	1	1	1															
<i>Trollius europaeus</i>				1					1																								
<i>Vaccinium</i>	15							1			1			2		2	7	3	4	6	9	2	11	8	3	26	7	9	1				

Table 5. 1 : Species composition of the vegetation types extracted from the data base of Vittoz (1998). Percentages were adjusted on 28 pollen taxa, present in both pollen and plant data and included in the analysis using ERV submodels.

5.3.5 Analytical methods

5.3.5.1 Selection of taxa included in the analysis

Raw pollen counts and plant abundance data from 20 sites were used to obtain PPE. In order to understand the pollen-plant relationships at the taxonomic level used for pollen analysis, plant taxa were grouped according to pollen morphological types (Table 5. 2). Seven taxa were initially excluded from the analysis. *Pinus*, *Quercus*, *Fraxinus* and *Betula* represent between 10-22% of the total pollen count, however, they were never or rarely found (solitary trees) in the vegetation of the study area and therefore excluded (Vittoz, 1998). Other taxa such *Valeriana*, *Melampyrum* and *Rubus* were found in the vegetation but not considered as important taxa for future landscape reconstruction because they are not abundant in the neither modern nor past pollen assemblages (Sjögren, personal communication).

Pollen morphological type	Corresponding plant taxa in vegetation	Diameter of pollen grains (µm)	fall speed (m/sec)	Reference for fall speed of pollen
<i>Abies</i>	<i>Abies alba</i>		0.12	Eisenhut, 1961
<i>Acer</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>		0.056	Sugita, 1993 and 1994
Cyperaceae	Cyperaceae		0.035	Sugita <i>et al</i> , 1999
<i>Fagus</i>	<i>Fagus sylvatica</i>		0.057	Gregory, 1973
<i>Picea</i>	<i>Picea abies</i>		0.056	Eisenhut, 1961
<i>Plantago media</i>	<i>Plantago media</i>	28.9	0.024	
<i>Plantago montana</i> -type	<i>Plantago atrata</i>	32.2	0.030	
Poaceae	Poaceae		0.035	Sugita et al, 1999
<i>Potentilla</i> -type	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Potentilla aurea</i> , <i>Potentilla crantzii</i> , <i>Potentilla erecta</i> ,		0.018	Broström <i>et al</i> , 2004
Rubiaceae	<i>Cruciata laevipes</i> , <i>Galium anisophyllum</i> , <i>Galium odoratum</i>		0.019	Broström <i>et al</i> , 2004
<i>Trollius europaeus</i>	<i>Trollius europaeus</i>	21.3	0.013	

Table 5. 2 : Plant taxa in vegetation survey harmonized to pollen morphological type. The fall speed of pollen types used in Prentice model is extracted from literature or calculated with Stoke's law (Gregory, 1973) from measured diameter Beug (2004).

The original pollen/vegetation data set includes 20 sites and 28 plant taxa (6 tree taxa and 22 herb taxa) recorded in the modern vegetation and in modern and fossil pollen assemblages (Sjögren, personal communication). The 28 selected taxa represent 53-85% of the total pollen count and 64-71% of the vegetation cover at each site.

Seventeen of 28 taxa were excluded from all the analyses because 1) they didn't present a gradient in pollen and vegetation data which is required for the calculation (Broström *et al*, 2004) or

2) their pollen frequencies were less than 1% in several sites. In order to ensure a range of pollen and vegetation values within the data set, as required for the ERV-model approach, 11 selected taxa were used for further analysis. One site was excluded because it included high pollen value for *Potentilla* type. The final pollen/vegetation data set used for the analysis includes 19 sites and 11 target taxa (4 tree taxa and 7 herb taxa).

5.3.5.2 *Input files*

The input file for pollen data contains the observed pollen counts of the 11 taxa involved in the calculations. For the vegetation data set, the distance increment was 1m between 0 and 1500m, the plant taxa were extracted from the original data set combining the field data (scale 0-10m for herbs and trees and 10m-100m for trees) and digital vegetation maps (scale 10-100m for herbs and 100-1500m for herbs and trees). The way to prepare the vegetation data is summarised in Table 5. 3. The percentage of the 11 taxa was extracted from these reference files, without being modified. To use ERV submodel 3 (Sugita, 1994), absolute plant abundance is required. In this study, the projection area was calculated and considered as the measure of absolute plant abundance (m^2/m^2). Therefore, vegetation composition (percentage or absolute value) for the 11 selected taxa was available in an incremental series of 1m wide rings around each of the selected sampling points.

	Herbs taxa (22)	Trees taxa (6)
Vegetation data 0 to 10 m (increment 1m)	Data from the field Percentages adjusted on the sum of the 28 target taxa	
Vegetation data 10 to 100m (increment 1m)	integration of herbs data extracted from vegetation maps by GIS software. Calculations were based on 28 target taxa considered as the matrix	integration of trees data from the field transect by replacing the data of the GIS extraction in the matrix.
	After the integration of trees data into the matrix, the sum is recalculated, and the percentage coverage of each taxa is adjusted to this new sum	
Vegetation data 100 to 1500m (increment 1m)	Data extracted from vegetation maps by GIS software for both herbs and trees taxa. The percentage cover of each taxa is based on the sum of the 28 target taxa	

Table 5. 3 : Process to prepare the vegetation data combining data from the field and GIS

5.3.5.3 Distance weighting vegetation data

Determination of appropriate distance weightings and vegetation sampling areas in spatially heterogeneous vegetation are critical needs for estimating model parameters (PPE and background pollen component) while meeting the assumptions of ERV models (Jackson & Lyford, 1999).

A series of ERV-model analyses were run using the three ERV submodels (submodels 1, 2 and 3) and different distance weighting functions on vegetation data: $1/d$ (Prentice & Webb III, 1986), $1/d^2$ (Webb III *et al.*, 1981, Calcote, 1995) and taxon specific distance weighting (Prentice, 1985, Sugita, 1994). In this study, Prentice's model (Prentice, 1985) for pollen dispersal and deposition at a point source was used to calculate the taxon specific distance weighting (bogs, soils samples and mossplots). The model takes into account the distance between plant and sampling point and the transportability of the pollen grain specific to each taxon based on the grain morphology and density expressed as fall speed. When fall speed was not available in the literature (Eisenhut, 1961, Gregory, 1973, Sugita, 1993, 1994, Broström *et al.*, 2004), it was estimated from size measurement (Beug, 2004) and the formula for Stokes law (Gregory, 1973):

$$V = (D \cdot d_1)^2 / 18 \cdot W \cdot d_2 / d_1 \cdot 1/a \cdot g$$

The assumptions are that the pollen grain is a perfect sphere, so the dynamic shape factor (a) is set to 1.0 and its density (d_1) is 1 g cm^{-3} . V is the deposition velocity or fall speed ($\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1}$); D the diameter of the pollen grain or alternatively the average of all plant species included in the pollen morphological type (taxon) (cm), d_2 is the density of air ($0.001276 \text{ g cm}^{-3}$), W the kinetic velocity of air ($0.15 \text{ cm}^3 \text{ sec}^{-1}$ at 20°C) and g represents the acceleration of gravity ($980.6 \text{ cm sec}^{-2}$). The fall speed estimates used in this paper are listed in Table 5. 2.

Prentice's model (Prentice, 1985) expresses movement of small particles over the canopy using an atmospheric diffusion model (Sutton, 1953) which integrates turbulence parameter, vertical diffusion coefficient wind speed and fall speed of each pollen taxon. In the model, the two first atmospheric factors are treated as constants, using prescribed values for neutral atmospheric conditions (Chamberlain, 1975, Prentice, 1985). Wind set was set to 3 m/s , consistent with most other simulation and empirical studies (Sugita, 1994, Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2004). This value can be considered as an average of wind speed recorded in our study (Bloesch & Calame, 1994) which could vary greatly according to the exposition and elevation of the sites (from 2.1 m/s to 7.8 m/s).

5.3.5.4 *Pollen Productivity estimates and likelihood function score*

ERV model estimate relative pollen productivity and background pollen using pollen counts and distance weighted vegetation data from multiple sample sites. The maximum likelihood function calculates the probability to estimate pollen productivity and background pollen correctly for each distance from the sampling point. ERV model calculate the negative value of the support function (log-likelihood function) (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). This means that the lower the “likelihood function scores” are, the higher the probabilities of having the observed data with parameters estimated (Sugita, 1994, Bunting *et al.*, 2004). The likelihood function scores are plotted as a function of distance from the sampling point, the distance where the curve reaches an asymptote indicates the radius of the relevant source area of pollen (RSAP) which is defined by the relationship between pollen assemblage and vegetation composition does not improve beyond this distance (Sugita, 1994, 1998, Sugita *et al.*, 1999).

Although the identification of this distance is usually estimated visually (Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2004, Broström *et al.*, 2005, Bunting *et al.*, 2005), quantitative approach is currently explored to find the appropriate value (Sugita unpublished) and has been tested by Nielsen and Sugita (2005). A statistical method assessed the distance where the slope of the likelihood function scores becomes not significantly different from zero for several consecutive 100m intervals. Sugita (unpublished) developed a program using a moving-window linear regression approach with 100m as unit. The RSAP is defined as the middle point of the window and an average of the likelihood function scores between the RSAP up to the maximum vegetation distance survey is calculated. The final PPE is an average of the PPE values at each increment between the RSAP and the maximum surveyed distance were calculated for each taxon (Broström *et al.*, 2004).

To visualize the goodness of fit of the data to each of the submodels for the RSAP, the results are plotted along the axes of pollen proportion and adjusted vegetation pollen proportion (ERV submodel 1), along the axes of adjusted pollen proportion and vegetation proportion (ERV submodel 2) and along the axes of relative pollen loading and absolute vegetation abundance (ERV submodel 3). The calculations were implemented with the software ERV-v6 (Sugita, unpublished).

5.4 Results

5.4.1 Relevant source area of pollen

The RSAP estimates vary between 64 to 706 m depending on which ERV submodel and distance weighting function was used (Table 5. 4, Fig.5. 3). ERV submodel 1 produces smaller estimates of RSAP and likelihood function scores than the two other submodels. ERV submodels 2 and 3 present rather the same values for RSAP and likelihood function scores. Regardless to the ERV submodel used, the distance at which the asymptote is reached is less where $1/d^2$ is used as a distance weighting method rather than the $1/d$ and the taxon specific distance weighting (Fig.5. 3b). The smaller the likelihood function scores is, the better the goodness-of-fit of the data to the model (Sugita, 1994). Therefore, ERV submodel 1 with inverse distance weighting ($1/d$) could be defined as the best model for our data set and presents the best fit between the pollen/vegetation relationship and the estimated parameters (Table 5. 4, Fig.5. 3).

		ERV submodel 1	ERV submodel 2	ERV submodel 3
Relevant source area of pollen (m)	1/d	244	644	706
	$1/d^2$	64	261	291
	taxon specific	284	604	694
Likelihood function scores	1/d	15567	15615	15615
	$1/d^2$	15812	15906	15906
	taxon specific	15609	15682	15682

Table 5. 4 : Estimates of relevant source area (m) with the mowing-window method (Sugita, unpublished) for three ERV submodels and three distance weighting function. Corresponding likelihood function scores are calculated between RSAP distance up to the maximum vegetation distance survey.

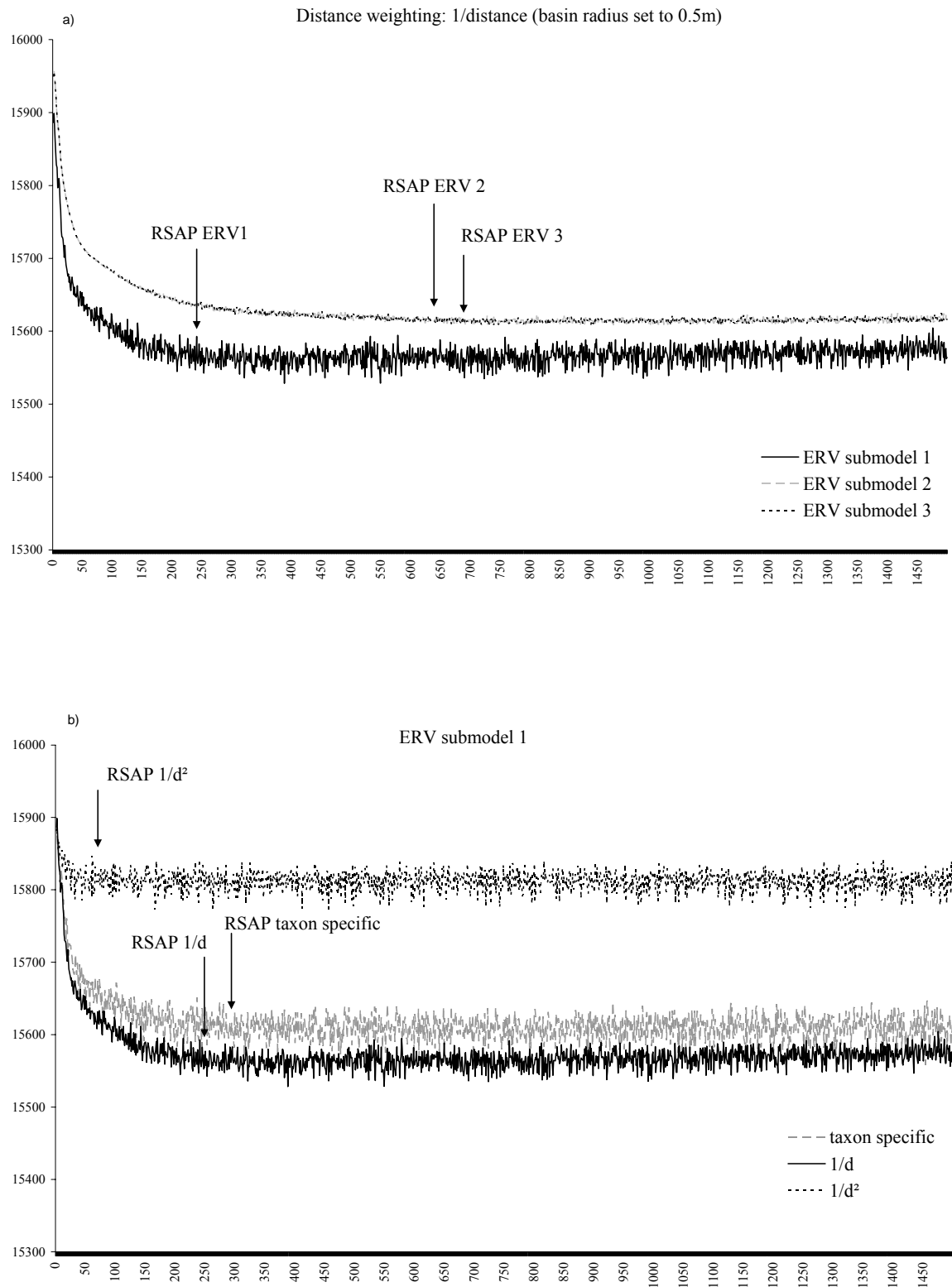


Fig.5. 3 : Likelihood function score plots for ERV analysis of the data set using a) three ERV submodels and $1/d$ distance weighting function, b) ERV submodel 1 and three distance-weighting function (taxon specific, $1/d$ and $1/d^2$). Identification of the RSAP for each case by quantitative approach (Sugita, unpublished).

5.4.2 Pollen/vegetation relationship

The linear relationship is established for the distance (radius) which defined the relevant source area of pollen for each distance weighting method. ERV submodel 2 and $1/d^2$ were removed from the results presented below, since $1/d^2$ present the higher likelihood function scores whatever the ERV submodel used, suggesting that the distance weighting method is not accurate for our data set. ERV submodel 2 seems to present the same results than ERV submodel 3.

5.4.2.1 Original data set – pollen proportion versus vegetation proportion

The relationship between pollen proportion and distance weighted ($1/d$ and taxon specific) proportion of plant abundance for the 11 taxa are shown in scatter plots (Fig.5. 4a). Three taxa, Poaceae, *Fagus* and *Picea*, present a large variation among the 19 sites in both pollen (0.0-0.4 or 0.8) and plant proportion (0.0-0.4 or 0.7). Poaceae presents an equally distribution in both data set. Cyperaceae has intermediate variation in pollen (0.0-0.1) and vegetation (0.0-0.2). Rubiaceae and *Trollius* are equally represented in both pollen (0.0-0.07) and vegetation (0.0-0.05). Four others taxa, *Acer*, *Plantago media*, *Plantago montana*-type and *Potentilla*-type are under-represented in the pollen proportion (0.00-0.07) and moderately in the vegetation abundance (0.0-0.2). In general, the two methods of distance weighting produce the same pattern, with one exception. The maximum vegetation proportion for *Abies* is 0.42 and 0.19 using $1/d$ and taxon specific distance weighting respectively.

5.4.2.2 ERV submodel 3 - relative pollen loading versus absolute vegetation abundance

Compared to the original data set, the pollen/vegetation relationship for all taxa, except *Picea*, did not improve using ERV submodel 3 regardless distance weighting method used (Fig.5. 4b). There are no linear relationships for *Abies*, *Acer*, Cyperaceae, *Plantago montana*-type and *Potentilla*-type. Moreover, the pollen/vegetation relationship differs between taxon specific and $1/d$ distance weighting. For example, *Abies* has a steeper slope for taxon specific than for $1/d$ distance weighting (i.e higher PPE). Both distance weighting methods gives a RSAP c RSAP c 700m (Table 5. 4).

5.4.2.3 ERV submodel 1 - pollen proportion versus adjusted vegetation proportion

For ERV submodel 1, the relationships between pollen proportion and adjusted vegetation proportion is established for the RSAP at c 250 m and c 300m for $1/d$ and taxon specific distance weighting respectively (Table 5. 4). The two distance weighting methods show similar linear relationship suggesting good data-model fits for most taxa (Fig.5. 4c). However, for *Abies*, *Picea* and *Trollius europaeus*, the slope is flatter (i.e. lower PPE), especially for *Abies* when $1/d$ distance weighting is used.

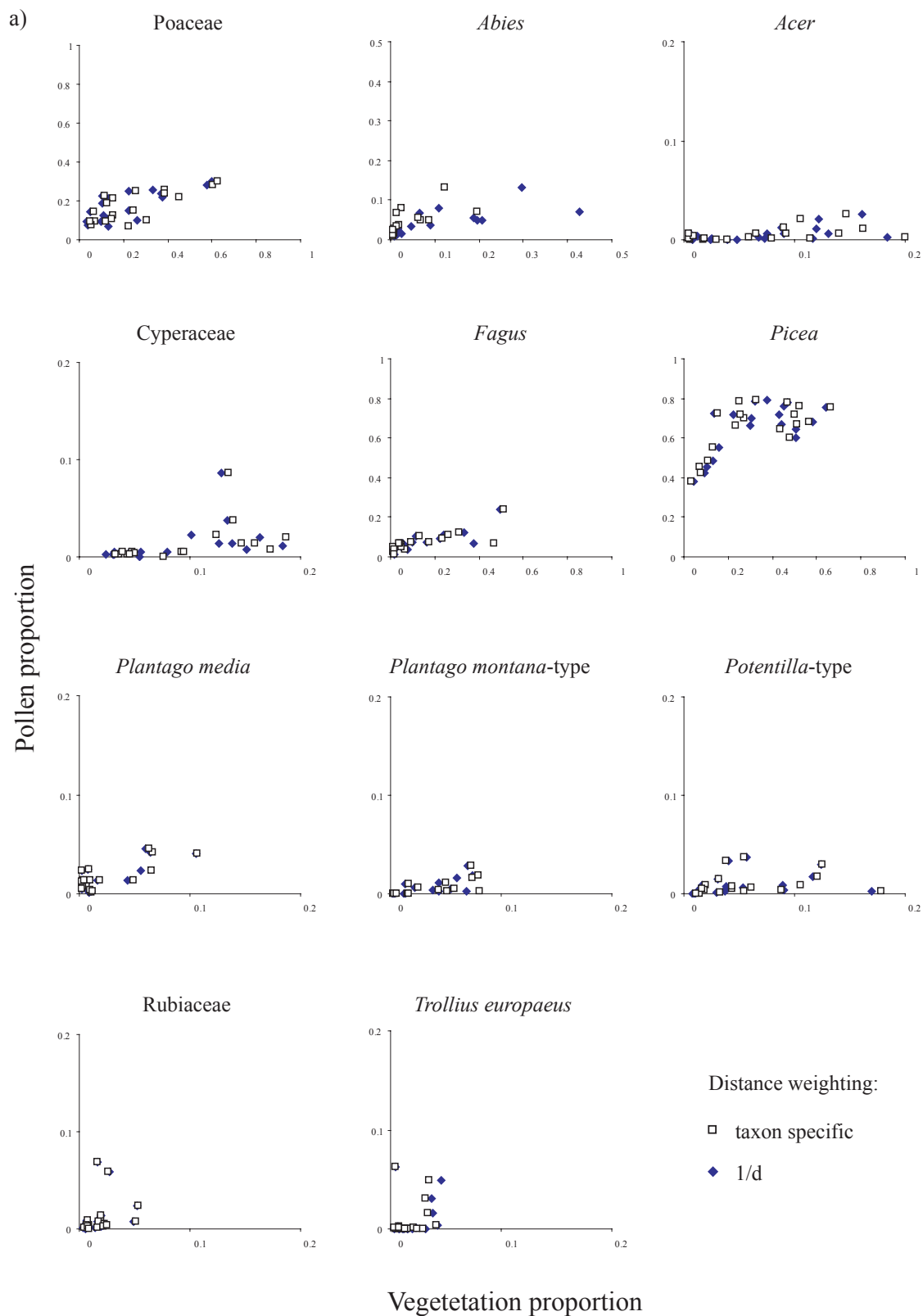


Fig.5. 4 : Scatter plots of pollen and vegetation data for the 11 taxa included in the analysis, within the radius of the relevant source area (see Table 5. 4). Both taxon specific and 1/d distance weightings are indicated a) Original data with pollen proportion versus vegetation proportion; b) ERV submodel 3 with relative pollen loading versus absolute vegetation proportion, c) ERV submodel 1 with pollen proportion versus adjusted vegetation proportion.

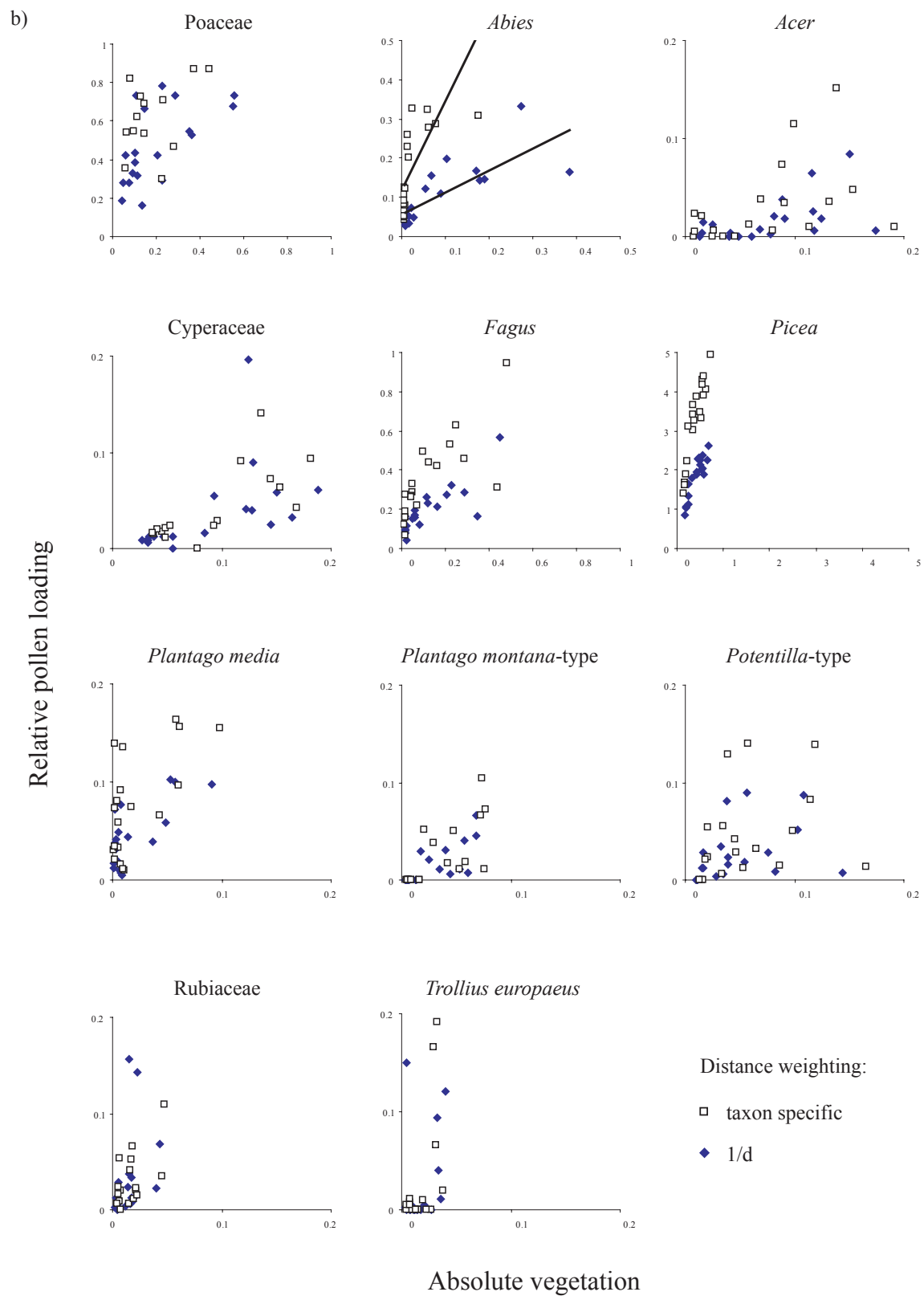


Fig 5.4. Continued

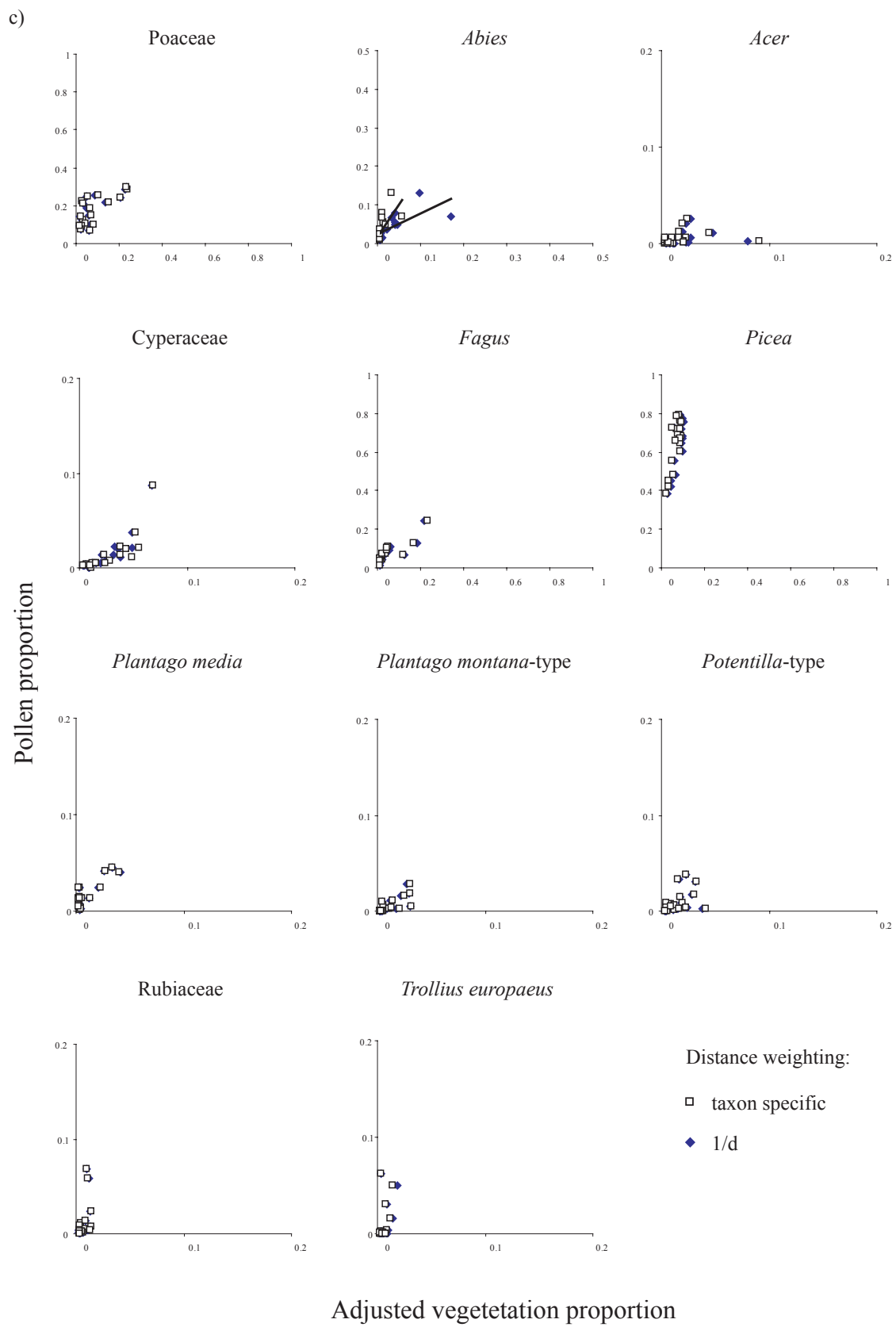


Fig 5.4. Continued

5.4.3 Pollen productivity estimates

Pollen productivity estimates (PPE) were calculated for 11 key taxa (4 trees and 7 herbs taxa). Poaceae is used as the reference taxon ($\alpha = 1.0$) since it is present in all the sites and has the largest gradient in both pollen and vegetation proportion. PPE values (and S.D.) for the other taxa are calculated relative to Poaceae (Table 5. 4).

The PPE obtained using the 1/d and taxon specific distance weighting methods and ERV submodels 1 and 3 were compared (Fig.5. 5). The two distance weighting methods, whatever submodel used, produce similar PPE values when standard deviations are taken into account, except *Abies*, *Picea* and *Trollius europaeus*. These taxa present higher PPE when taxon-specific weighting is applied, which could be related to their morphology and transportability. In general, ERV submodel 1 produces higher PPE than ERV submodel 3. However, PPE overlap when SD are considered, except for *Picea* and *Trollius europaeus*. ERV submodel 3 is not consistent in terms of relationship between the taxa (Fig.5. 4b), therefore PPE produced by ERV submodel 1 seem to be more accurate for our data set.

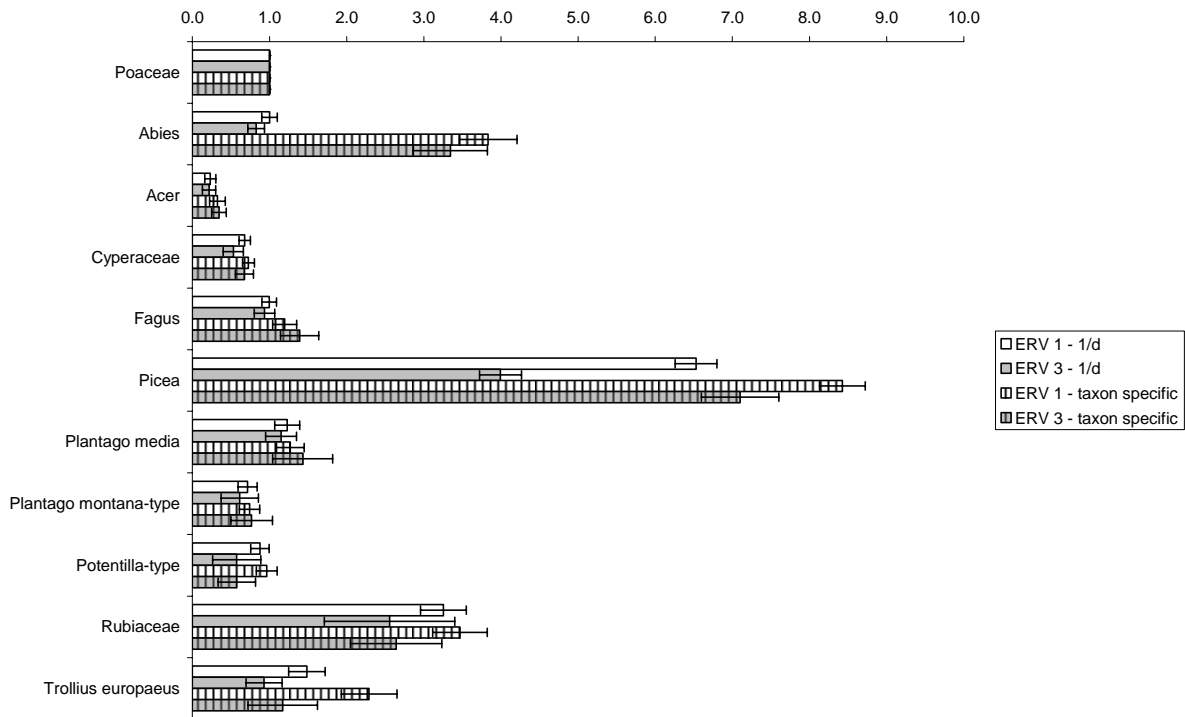


Fig.5. 5 : Pollen productivity estimates (PPE) with standard deviation for 11 key taxa of the pasture woodland of Jura Mountains. Poaceae is set to unity, and the PPE values for the other taxa are expressed relative to Poaceae. Comparison of PPE obtained with ERV submodels 1 and 3 and both taxon specific and 1/d distance weighting function.

Using ERV submodel 1 with 1/d, four taxa, *Acer*, Cyperaceae, *Plantago montana*-type and *Potentilla*-type present lower PPE than Poaceae. Four taxa, *Abies*, *Fagus*, *Plantago media* and *Trollius* have relative PPE between 1.0 and 1.5. Two taxa, *Picea* and Rubiaceae present higher PPE between 3.3 and 6.5. Using ERV submodel 1 and taxon specific distance weighting give similar results, expect for *Abies* which is considered as high pollen producer.

5.5 Discussion

5.5.1 Distance weighting method

One of the key challenges in applying ERV model is to determine appropriate ways of measuring vegetation composition when developing calibration data sets for parameter estimation, such as PPE and background component. Widespread aerial dispersal of pollen requires that some form of distance weighting is applied to the vegetation data in order to approximate a “pollen sample’s view” of the landscape (Prentice & Webb III, 1986). The distance weighting methods applied in pollen/vegetation calibration and landscape reconstruction have varied widely, ranging from none (i.e. equal weight is given to vegetation at all distances) (Prentice *et al.*, 1987, Jackson, 1990, Calcote, 1995, Nielsen & Sugita, 2005), to upweighting nearby vegetation such as inverse distance weighting (1/d) (Prentice & Webb III, 1986, Broström *et al.*, 2004, Nielsen & Odgaard, 2005, Nielsen & Sugita, 2005) and inverse-squared distance (1/d²) (Webb III *et al.*, 1981, Calcote, 1995, Jackson & Kearsey, 1998, Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2005, Nielsen & Sugita, 2005), to application of taxon specific distance weighting based on pollen dispersal models such as Prentice model (e.g. mossplots and bogs sites) (Prentice, 1985) and/or Sugita model (lakes sites) (Sugita, 1994). These dispersal models have been widely tested (Calcote, 1995, Broström *et al.*, 2004, Nielsen, 2004, Broström *et al.*, 2005, Bunting & Middleton, 2005, Nielsen & Odgaard, 2005, Nielsen & Sugita, 2005).

Comparing the RSAP estimates using different distance weighting method and the three ERV submodels, shows that these methods produce significantly different results (Table 5. 4). When 1/d² is applied, the likelihood function scores decreases rapidly and reaches an asymptote for a smaller distance than the two other methods (Fig.5. 3b). This was also observed by other authors (Jackson & Kearsey, 1998, Bunting *et al.*, 2005). Although Calcote (1995) considered that 1/d² distance weighting gives robust results, this method present the highest likelihood function scores in the present data set, suggesting that the goodness of fit for the pollen/vegetation is less than when other distance weighting methods are applied. When 1/d is applied, the likelihood function scores follow a curve similar to the ones from the taxon specific distance weighting and reach an asymptote around the same distance (same RSAP). However 1/d results in the lowest likelihood function scores whatever ERV submodels used. Therefore 1/d produces the strongest correlations between pollen data and distance weighted

plant abundance in this study, also demonstrated by Nielsen (2004), and would be in theory more appropriate to calculate PPE (Sugita, 1994).

The PPE values for ERV submodels 1 and 3, when 1/d and taxon specific distance weighting are applied, indicate that most of pollen taxon presents similar results when standard deviations are taken into account, except for *Abies*, *Picea* and *Trollius europaeus*. It reveals that PPE values are sensitive to the distance weighting used when heavy pollen taxon (i.e. *Abies*) are included in the analysis. For *Abies*, the PPE values are 1.0 and 3.8 when 1/d and taxon specific weighting are applied regardless ERV submodels used. The taxon specific distance weighting integrates the aerodynamic properties of *Abies*, with a high fall speed of 0.12 m.s^{-1} , which gives the taxon less weighting in the vegetation proportion compare to 1/d function used (Fig.5. 4a). Moreover, the differences observed in the likelihood function scores are not large, so the PPE values from taxon specific distance weighting can be preferred and considered as more robust which is usually the case (Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2005, Soepboer *et al.*, accepted). Soepboer (accepted) observed the same trend for *Abies* in her data set using Sugita model (Sugita, 1994) and 1/d distance weightings to calculate PPE from surface pollen assemblages of small lakes in the Swiss plateau.

5.5.2 ERV submodels

ERV submodels 2 and 3 give the same results for PPE values and pollen/vegetation relationships (not shown). In ERV submodel 3, the input vegetation data are expressed as mean plant abundance per unit area which corresponds, in our study, to mean projection area of individual taxa per unit area. Whereas in ERV submodels 1 and 2, the data are expressed as a proportion of total area (percentages). When non-habitable areas (rocks, roads, water...) are not included in the analysis, as it is the case, the two ways to express the vegetation (projection area per unit area and percentages) produce the same input vegetation data. This could explain the reason for obtaining similar results between ERV submodels 2 and 3 which present similar formula to linearize the pollen/vegetation relationships.

ERV submodels 1 and 3 present similar PPE values, except for *Picea* and *Trollius euroapeus*. ERV submodel 1 gives lowest likelihood function scores rather than ERV submodel 3, indicating the goodness of fit of the data to the model. Moreover, Fig.5. 4c reveals that this submodel has the strongest linear relationship between pollen and distance weighted plant proportions and improves greatly the linearity relationships compare to ERV submodel 3. Therefore, ERV submodel 1 seems to be the most reliable model in our semi-open region. In theory, ERV submodel 3 is considered to be especially appropriate for pollen/vegetation studies of small scale studies (i.e. moss polsters and forest hollows), when direct and accurate measurements of plant abundance are available (Sugita, 1994). It was commonly used to calculate PPE in other countries or regions (Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2005, Soepboer *et al.*, accepted). In our case, ERV submodel 1 fits best since our data set does not

include well-dispersed pollen types such as *Pinus* and *Betula* involving high background pollen for these species. Application of submodel 1 is strengthened by use of data sets in which the vegetation sampling area is sufficiently large to minimize background pollen. In our case, the vegetation was sampled up to 1500m from the sampling point with high vegetation resolution available for each one meter. Moreover, submodel 1 is robust as long as the background pollen deposition for each taxon is a small proportion of the total pollen deposition at each site ($\omega_i \ll p_{ik}$) (Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). The background pollen component represents 20.7% of the pollen assemblages, see below for more explanation. Therefore, PPE values defined by ERV submodel 1 and taxon specific distance weighting, with a RSAP of 300m, could be considered as robust for our semi-open region and the specific pasture woodland landscape.

5.5.3 Comparison with pollen productivity estimates in Europe.

Pollen productivity estimates have been produced from different countries by empirical studies. Broström *et al.* (2004) and Sugita *et al.* (1999) used moss polsters to estimate PPE for herbs and tree taxa from southern Sweden. Nielsen (2004) and Soepboer (accepted) produced PPE from lakes surface sediments respectively in Denmark and on the Swiss plateau. Except for Sugita *et al.* (1999), vegetation composition was obtained for each taxon in incremental series rings (with different width) around sampling moss polsters or lakes. Nielsen (2004) extracted vegetation data from historical maps for c.AD 1800.

A comparison of our results with those obtained for other part in Europe (southern Sweden, Denmark and Swiss plateau) with ERV submodel 1, taxon-specific distance weighting and Poaceae as the reference taxon were selected for all the data sets. The corresponding values for *Plantago media* and *Plantago montana*-type for the Danish, Swedish and swiss plateau are the value of *Plantago lanceolata* in their study. To compare PPE values for *Trollius europaeus*, PPE of *Ranunculus acris*-type from Sweden is added. The lack on PPE values doesn't mean that the plant taxon is absent from the study areas, only the taxa which have as large an abundance gradient as possible within the vegetation and pollen data set can be included in the calculation (Broström *et al.*, 2004). The choice of the taxon included in the analysis is consequently dependent on these constraints.

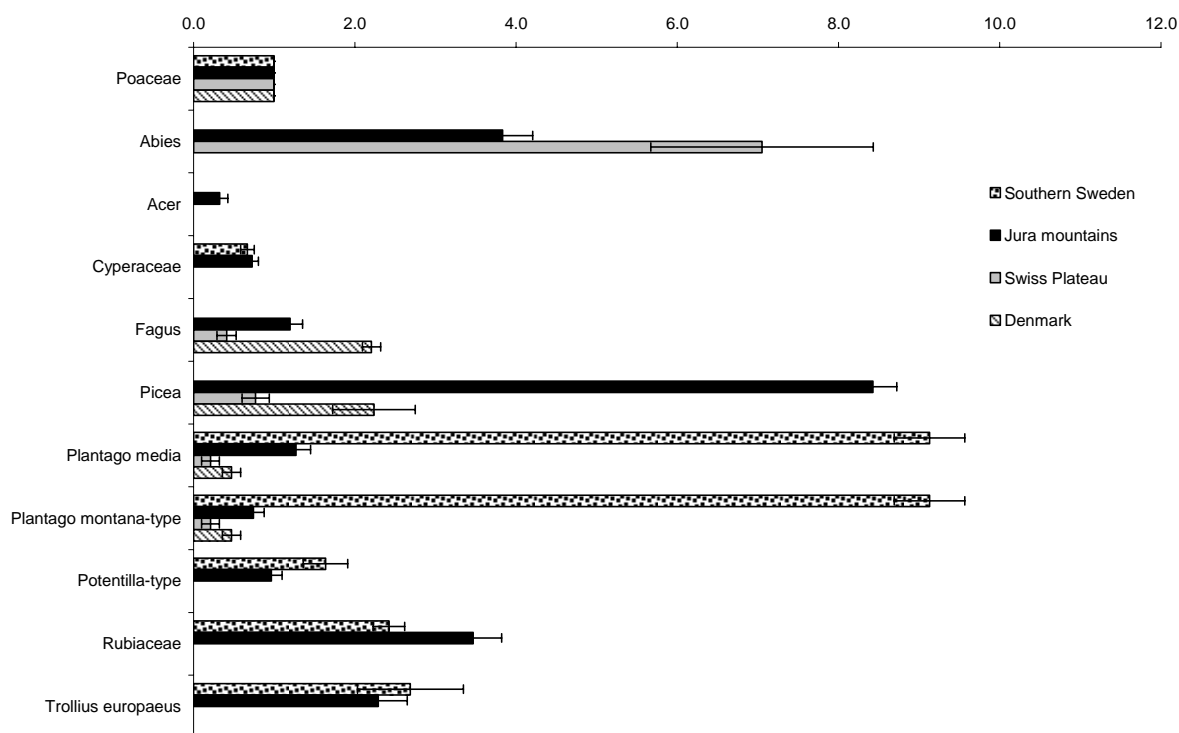


Fig.5. 6 : Comparison of PPE obtained in different part of Europe: from moss polsters in Southern Sweden (Broström *et al.*, 2004), moss polsters in this paper, surface lakes sediments in Swiss plateau (Soepboer *et al.*, accepted) and Denmark (Nielsen, 2004). The PPE are obtained by using ERV submodel 1, taxon specific distance weighting and Poaceae as reference taxa. See the text for explanation of the taxa involved in the comparaison.

Most of the taxon presents different PPE, except for *Cyperaceae* and *Trollius europaeus* (corresponding to *Ranunculus acris*-type in Sweden data set) between Swedish and our values (Fig.5. 6). The values from moss polsters of Sweden and Jura Mountains are less different, except for *Plantago* sp., than the values using surface lakes sediments. This could be related to the scales of RSAP dependant on the size of the basin deposition. The radiuses of the basin are 0.5 for moss polsters and between 50-350m for lakes and the identified RSAP is respectively 300-400m and 800-1700m. The vegetation close to the sampling point, especially for herbs, has a major influence on the pollen assemblage and will be more easily take into consideration when using moss polsters rather than lakes (Nielsen, 2004). By changing the parameter of the radius sampling area for collecting moss polsters (from 0.5 to 4m) in the software ERV-v6 (Sugita, unpublished), the RSAP and PPE varies greatly according to ERV submodels used (Mazier, unpublished data, 2006)

Estimation of calibration parameters is affected by the vegetation sampling area which should be sufficiently large to minimize background pollen (Jackson & Kearsey, 1998). Larger vegetation survey areas are needed when dealing with lakes, since the RSAP increases with basin size (Sugita, 1994). In theory, as the vegetation sampling radius expands to incorporate more distance pollen sources, the background pollen component will be reduced and the pollen productivity estimates will

increase accordingly (Prentice *et al.*, 1987, Jackson & Kearsley, 1998). In our case, the RSAP is defined for 300m from the sampling points, and the vegetation data was surveyed up to 1500m, which enable us to estimate accurate PPE. Furthermore, PPE for a given taxon will vary among regions if background pollen loading differs substantially, e.g. as it is the case for the two regions (Swiss plateau and Jura Mountains) in Switzerland ((Soepboer *et al.*, accepted); this paper}. Using ERV submodel 3, the maximum likelihood estimates of background pollen loading can be directly converted to pollen proportion for each taxon that comes beyond the relevant source area of pollen (Parsons & Prentice, 1981, Sugita, 1994). Calcote (1995) calculates the pollen proportion by dividing for each taxon the pollen loading by the total relative pollen loading at each site. Estimates of background pollen percentage are calculated for the 11 key taxa of the Jura Mountains, using taxon specific distance weighting. The sum of average background pollen percentages of all taxa represents 20.7% of the pollen assemblages. Two main taxa, *Picea* and Poaceae, represent 17% (respectively 12.5 and 4.5 respectively) of the pollen coming from plant growing beyond the relevant source area of pollen (c.a. 300m). For the swiss plateau (Soepboer *et al.*, accepted), the background component amounts up to 46% of the pollen assemblages, mainly dominated by *Fagus* and well-dispersed pollen taxon as *Betula* and *Pinus* (the three taxa represent 24%). These results are consistent with the most common tree species in these landscapes.

Both the distance weighting method and the step interval for vegetation input (width of the circles) could affect pollen productivity estimates (Jackson & Kearsley, 1998). The nature of the weighting depends accordingly on the magnitude of each step, as it is a function of the distance from the sampling point (Jackson & Kearsley, 1998). The finer the step, the greater the proportional weight on the vegetation near the site of deposition. In our study, very detailed vegetation data are available for each one meter ring from 0 up to 1500 m from sampling point, compare to the vegetation data for the swiss plateau calculated for 10m wide.

PPE would also depend on the validity of vegetation composition, i.e. vegetation from the fieldwork should be more accurate than vegetation extracted from vegetation maps and/or aerial photographs, especially for herbs taxa. In our study, for the scales 100- 1500m, the vegetation composition, both herbs and tree taxa, was extracted from vegetation map which is divided into several vegetation units, each of which corresponds to a “statistical” relevé (phytosociological unit) and does not take into account the area without plant cover. Therefore, a list of species by vegetation unit covers 100%. Moreover the species files for each sampling point is expressed on the sum of the 28 taxa present both in pollen and vegetation data (Table 5. 1). So we surely have non pollen producing area but we are not able to detect them by using the existing vegetation classification. These areas are under-represented and the 28 taxa involved in the study are overrepresented, which could influence PPE, by overestimating the taxa, such as *Picea*, in the input vegetation data.

ERV submodels do not incorporate the effects of topography on the dispersal pollen, which could be a serious problem in our mountainous region. The relief of our study is composed by succession of crests and stretched valleys which are generally not tree density cover. The wind speed could be dependant of this geomorphology and the valleys could be assimilated to a corridor for the wind, consequently more important in the valleys without tree rather than in the surroundings forest on slopes. Bloesch and Calame (1994) demonstrates that wind speed varies greatly according to the exposition and elevation of the sites (from 2.1m/s to 7.8m/s). We know from the literature (Nielsen, 2004), that wind speed influences the pollen dispersal function, especially for pollen types with high fall speeds (i.e. *Abies*). However, Nielsen and Sugita (2005), argues that increasing the wind speed will mainly increase the part of the pollen assemblages that makes up the regional background, which is theory should be the same among moss polsters in our region (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983, Sugita, 1994). The structure and the height of the vegetation types, in addition to the geomorphology, could influence the wind pattern. As the model treats herbs and trees pollen taxa and height of the different vegetation types as if they originate on the same surface (“canopy”), this factor/parameter is not taken into account for the moment but could be integrated in new software (Bunting & Middleton, 2005).

Pollen assemblages from moss polsters may be sensitive to annual variations in pollen production, as the exact number of years it represents is not known and estimates of this differ significantly between the authors (Heim, 1970, Crowder & Cuddy, 1973, Bradshaw, 1981, Caseldine, 1981, Boyd, 1986, Cundill, 1991, Mulder & Janssen, 1998, 1999, Räsänen *et al.*, 2004). If pollen assemblages of the moss polsters don't represent an average of several years of pollen deposition, annual variations in pollen productivity (van der Knaap *et al.*, 2000, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, van der Knaap & van Leeuwen, 2003) could be critical to calculate PPE. Significant interannual variation can be driven by climate, land-use which can affect the plant taxa differently. Sjögren (2006) used pollen accumulation rates and modified pollen percentages from a *Sphagnum* peat hummock, in the same location as our study, to assess the variation in pollen production related to climatic parameters on 25 years (AD 1975-2000). This study reveals that pollen productivity of many trees seems to be affected by climatic conditions outside the main growing season (summer). *Abies* responds positively to both winter and spring temperature, *Acer* and *Fagus* are respectively positively and negatively correlated to winter temperature. The author argues that frost damage, failed hibernation and premature flowering are more critical than summer warmth. He also emphasizes that the explanatory climatic variables which affect pollen productivity could be different according to the localization and altitude of the site, i.e. altitudinal limit specific for each plant taxa. Using pollen data from several peat hummocks to calculate PPE seem not to be possible since sampling points shall be randomly distributed in the studied area. However, this is potentially a serious problem that should be addressed in future studies.

5.6 Conclusion

Pollen productivity estimates for 11 plant taxa characteristic for pasture woodland landscape in Jura Mountains have been obtained based on pollen and vegetation data from nineteen sites. *Abies*, *Picea*, Rubiaceae and *Trollius europaeus* have a higher pollen productivity relative to Poaceae, whereas *Fagus*, *Plantago media* and *Potentilla*-type produce rather the same quantity and *Acer*, Cyperaceae, and *Plantago montana*-type a lower pollen productivity. The RSAP for moss polsters in this specific semi-open region is c. 300m as inferred from empirical pollen and vegetation data.

Comparing results using the three ERV submodels and three distance weighting function ($1/d$, $1/d^2$ and taxon specific), show discrepancies in the estimates of RSAP and PPE values. ERV submodel 1 with $1/d$ weighting-function produces lower likelihood functions scores and would be, in theory, accurate to calculate PPE and RSAP. However, PPE values are sensitive to the distance weighting used when heavy pollen taxon (i.e. *Abies*) are included in the analysis. Therefore, taxon specific distance weighting using Prentice dispersal model is preferred. More unexpected, was the best fits of ERV submodel 1 to our data set, probably due to the fact that well-dispersed pollen taxon are not used for the calibration.

These results will be a useful contribution to the development of robust tools for the quantitative reconstruction of vegetation composition, abundance and structure in a mountainous landscapes in central Europe using the Landscape Algorithm approach suggested by Sugita (in press-b, in press-a). Our PPE will be used to infer historical landscape patterns in the Jura Mountains from fossil pollen assemblages of several peatbogs recently analysed by Sjögren (2005, 2006). Such approach may aim to assess the processes which control or induce pasture woodland and to suggest management strategies to the conservation of the landscape.

This study emphasizes that pollen productivity estimates differ between regions, due to unique combinations of climate variables, geomorphology constraints, specific species and land-cover composition in both local and regional vegetation resulting in different background pollen component. To fully understand pollen representation of different taxa and investigate the variation in pollen productivity within and between species, both the relevant source area of pollen for the basin studied (i.e. moss polsters, hollows, small lakes) and the background pollen need to be considered. Such a synthesis on available PPE and RSAP from different part in Europe within the Pollen/Landscape calibration (POLLANDCAL) is currently in progress (Broström *et al.*, in prep).

Acknowledgements

Although some names are singled out as authors for this paper, the study has been made possible with the help of a number of people to whom we are profoundly grateful: Zuzu Gadallah for supervision in the interpretation of vegetation from CIR aerial photos and for organizing the agreement between WSL and Swisstopo for the use of aerial photographs, Jesse Kalwij for sending CIR aerial photos, Sylvain Meier and Patrick Fouvy (Service des Forêts, de la Faune et de la Nature, canton de Vaud) for providing forest inventories, François Gillet for his permanent advise and help in the use of Phytobase software, Anne Vignot for her guidance in the use of GIS software, Florencia Oberli for preparing the pollen samples and Jacqueline van Leuwen for pollen analysis. Thomas Hickler and Jean-Daniel Tissot spent hours for computer programming, thanks for your patience. Thanks to François and his students team, Sylvie, Mireille, Olivier and Cécile for their precious and encouraging assistance during the fieldwork.

This paper is a contribution to the POLLANDCAL (POLlen-LANDscape CALibration) network (www.geog.ucl.ac.uk/ecrc/pollandcal/) sponsored by Nordsfosk and co-ordinated by M.-J. Gaillard (University of Kalmar, Sweden). We are very thankful to all POLLANDCAL members for useful and inspiring discussions during the numerous network workshops (2001-2005). Specific thanks are addressed to Anne-Brigitte Nielsen and Per Sjögren for all the discussions we had on PPE subject and to Sheila Hicks for stimulating discussions and relaxing moments we shared in February 2005.

This research was funded by the National Centre of Competence in Research (NCCR) Plant survival of the Swiss National Science Foundation, module PS6 « *Pattern and long-term changes in pasture-woodlands: Complex interactions in a traditional type of agro-forestry* » (coordinated by C. Scheidegger 2001-2005).

Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives

Au cours des chapitres précédents, deux approches ont été développées : l'approche des analogues actuels (chapitre 3 et 4) et l'approche quantitative via les sous modèles ERV (Chapitre 5). Chacune de ces approches permet de calibrer le signal pollinique en étudiant la relation pollen/végétation tout en ciblant différemment cette relation. Ce chapitre vise à rappeler brièvement la méthodologie des deux approches et à mettre l'accent sur les principaux résultats apportés par chacune des approches. Ce chapitre permettra de développer certaines informations, principalement pour l'approche quantitative, qui ne sont pas contenues dans les précédents chapitres et de montrer les limites et/ou les problèmes rencontrés pour les deux approches, de même pour les perspectives.

6.1 Marqueurs polliniques locaux du pastoralisme, implications pour la reconstitutions des activités pastorales

L'approche des analogues actuels développée dans les montagnes du Pays basque avait comme objectif de reconstituer les activités pastorales du secteur étudié, à partir de données polliniques fossiles d'une petite tourbière de référence. La reconstitution de l'utilisation du territoire et des dynamiques pastorales (déprise, emprise pastorale), pour les deux derniers millénaires, a été envisagée à l'échelle du bassin versant de la tourbière. Afin de mener à bien cette opération, la constitution d'un référentiel actuel pollinique et floristique, dans des espaces gérés traditionnellement, s'est imposée pour calibrer le signal pollinique et différencier les taxons polliniques provenant de la végétation locale et ceux de la végétation régionale.

Les analogues actuels ont été sélectionnés pour recouvrir un large panel de communautés végétales rencontrées sur le secteur d'étude. Pour chaque analogue, des données floristiques, polliniques et des paramètres environnementaux et anthropiques ont été acquis. Généralement, les relevés de végétation sont effectués suivant la méthode traditionnelle de Braun Blanquet (Gaillard *et al.*, 1992, 1994) ou par analyse fréquentielle (Hjelle, 1997, 1998, 1999a). Pour cette étude, la méthode phytosynusiale intégrée (De Foucault, 1986, Gillet, 1986, Julve, 1986, Gillet *et al.*, 1991, Gillet & Gallandat, 1996) a été privilégiée car elle renseigne sur la structure horizontale et verticale de la végétation et permet de mieux comprendre la relation pollen/plante (chapitre 3). La confrontation de l'ensemble de ces données, via des analyses multivariées (analyse de redondance), a permis d'ordonner les sites suivant des variables explicatives significatives (test de permutation). Les assemblages polliniques se différencient suivant un degré d'ouverture des milieux, de richesse nutritive du sol et de pression pastorale (chapitres 3 et 4).

Un assemblage pollinique contient deux composantes : une composante pollinique locale et une composante pollinique régionale. Reconstituer les activités humaines à l'échelle locale implique de distinguer ces deux composantes. Ainsi, les analyses ont permis de discriminer un cortège de taxons polliniques traduisant une activité pastorale locale (chapitre 3 et 4) et indiquant la présence locale des plantes émettrices (chapitre 3). La présence simultanée des taxons, *Asteroideae*, *Cichoriodeae*, *Cirsium*-type, *Galium*-type, *Ranunculaceae*, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type dans un spectre pollinique indique une activité pastorale locale. En revanche d'autres taxons, communément utilisés pour appréhender l'impact de l'homme sur son environnement (Behre, 1981), comme *Artemisia*, *Cerealia ind.*, *Chenopodiaceae*, *Plantago lanceolata*, *Plantago major/media*, *Rumex acetosa/acetosella*, *Rumex obtusifolius*-type, *Rumex sp.*, *Secale* et *Urtica dioica* reflètent une activité humaine régionale (RHAPI) et ne renseignent pas sur l'utilisation du territoire autour des points de prélèvement pollinique.

D'autres études similaires ont été entreprises dans les pays scandinaves (Gaillard *et al.*, 1992, Hicks & Birks, 1996, Hjelle, 1999a, Räsänen, 2001) et également pour les montagnes alpines (Court-Picon *et al.*, 2005, 2006). La confrontation des résultats révèle que certains taxons présentent principalement une valeur régionale et sont difficilement extrapolables à d'autres régions (chapitre 3). Ces divergences peuvent être induites par un contexte géologique, climatique, édaphique, topographique, anthropique propre à chaque région. D'autres facteurs comme la dispersion et la production pollinique peuvent être différents suivant les secteurs d'études (chapitre 5). Les marqueurs polliniques locaux du pastoralisme (LPPI) mis en évidence dans cette étude sont valables pour des secteurs cristallins des zones de montagne des Pyrénées atlantiques.

Cette étude souligne l'importance et la nécessité d'élargir les études végétation actuelle/pluie pollinique actuelle/type d'utilisation du territoire afin d'identifier les taxons marqueurs des activités (pastorales, agricoles, fauchage) pour un secteur donné. Certes, ce genre de travail exige une collecte de données conséquente qui doit recouvrir un maximum de communautés végétales et de type d'utilisation du territoire. Néanmoins les analogues actuels et le pool de taxons identifiés, pour cette étude, comme marqueur des activités pastorales permettent d'interpréter plus précisément les diagrammes polliniques du secteur d'étude et d'appréhender, pour une échelle locale, les activités pastorales et leur dynamique.

Les analogues actuels ont été confrontés aux spectres polliniques fossiles d'une petite tourbière (Sourzay), sensée restituer une image locale des activités humaines. La comparaison s'appuie sur deux approches indépendantes et complémentaires (chapitre 4) : celle du transfert actuel/fossile en utilisant le modèle corrélatif et les variables explicatives identifiées (Ter Braak & Prentice, 1988) et celle de la recherche des meilleurs analogues (Overpeck *et al.*, 1985, Guiot, 1990) basée sur le calcul d'un indice de dissimilarité entre les spectres polliniques actuels et fossiles. Les deux méthodes produisent des résultats similaires, toutefois le modèle corrélatif permet d'apprécier la

dynamique de la pression pastorale au cours des deux derniers millénaires et renseigne sur le contexte édaphique, pastoral et d'ouverture du milieu. La deuxième approche fournit une image de la végétation en terme de communauté végétale en apparentant un spectre pollinique fossile avec des spectres polliniques actuels dont on connaît l'environnement végétal (type de végétation). Cette approche met l'accent sur les périodes passées pour lesquelles il manque des analogues actuels, notamment des forêts pâturées. Ce constat implique de compléter le référentiel actuel pour des communautés végétales et des pratiques absentes du territoire étudié, tout en prenant soin de prospecter dans un même contexte lithologique et altitudinal.

Une approche multi-proxy a permis de combiner deux jeux de données indépendantes : étude des assemblages polliniques (comparaison des assemblages actuels et fossiles) et des microfossiles non-polliniques fossiles (MNP) pour reconstituer l'histoire du pastoralisme autour de la tourbière de Sourzay pour les deux derniers millénaires. Les MNP coprophiles offrent la possibilité de restituer, à priori, une image très locale des conditions pastorales exercées au cours de ces 2000 ans (Cugny, 2004). Ce signal MNP est synchrone au signal pollinique pastoral, regroupant le cortège des indicateurs polliniques locaux du pastoralisme « LPPI » (chapitre 4). L'utilisation conjointe des deux jeux de données révèle des périodes d'asynchronismes et de synchronismes entre le signal local (MNP et LPPI) et le signal régional (RHAPI). Ce qui laisse présager, pour certaines périodes (asynchronisme des courbes locales et régionales) une différence dans les modalités d'exploitation pastorale entre le secteur cible de Sourzay et le contexte régional. Cette lecture multi-échelle des données paléoenvironnementales semble indiquer que le secteur de Sourzay était géré comme un espace marginal ou un espace de délestage lorsque la surcharge pastorale était trop intense dans les vallées voisines.

Pour mieux comprendre ces données paléoenvironnementales, d'autres disciplines comme l'archéologie pastorale et l'histoire ont été intégrées (chapitre 4). Pour les périodes d'asynchronisme signalées par la courbe des LPPI et MNP coprophiles, la présence de cabanes pastorales est attestée à l'extérieur du secteur de Sourzay. Ce qui semble corroborer l'hypothèse de zones pastorales préférentielles et l'abandon de l'espace marginal de Sourzay lors d'une baisse de la pression pastorale. Néanmoins, cette hypothèse, bien qu'encourageante et stimulante, exige d'approfondir la confrontation interdisciplinaire engagée ces dernières années. De nouvelles dates sur les cabanes pastorales recensées récemment (prospection archéologique 2003) autour de la tourbière de Sourzay permettront de valider ou de nuancer les interprétations paléoenvironnementales. L'établissement de référentiels chronotypologiques des structures pastorales (cabanes, enclos, couloir de traite...) et les connaissances historiques disponibles (Legaz, 2005) permettront de formuler des scénarii des dynamiques socio-spatiales susceptibles d'être confrontés aux modèles de transformation de l'impact environnemental proposé par les analyses paléoenvironnementales (Rendu *et al.*, 2004). De même, la multiplication des analyses paléoenvironnementales sur d'autres tourbières (de petite superficie)

proches de celle de Sourzay, offrirait une meilleure compréhension des modes d'organisation spatiale des activités pastorales et de leurs ruptures. Seule une approche combinée de toutes ces disciplines et de leur échelle de travail fournira une meilleure lecture du fonctionnement des systèmes pastoraux pour les deux derniers millénaires.

6.2 Comparaison approche qualitative / approche quantitative

L'approche des analogues actuels impose de constituer un jeu d'analogues actuels dans des espaces caractéristiques de systèmes traditionnels, tels qu'ils ont pu exister auparavant. Cette approche requiert de couvrir un large panel de communautés végétales et de collecter des informations environnementales et anthropiques afin de calibrer la relation pollen/végétation/paramètres environnementaux. Comme il a été énoncé précédemment, cette calibration discrimine les marqueurs polliniques d'activités humaines régionales (RHAPI) et identifie un pool de taxons inféodés aux pratiques pastorales (LPPI). Sur la base du référentiel actuel et des LPPI, l'approche compare spectres actuels et fossiles pour reconstituer l'histoire des activités pastorales autour de la tourbière de référence. Cette reconstitution s'appuie donc sur un cortège de taxons guides, indiquant la présence locale des plantes émettrices, qui sont relativement peu fréquentes sur l'ensemble du territoire étudié. A l'inverse, l'approche quantitative vise à calibrer la relation pollen/végétation pour des taxons clés du paysage étudié. Ces taxons sont par conséquent fréquemment rencontrés sur le territoire d'étude et sont considérés comme représentatifs de celui-ci. La calibration du signal pollinique porte sur un nombre de taxons restreint ($\text{Nombre de taxons} = \frac{1}{2} \text{Nombre de sites}$) (Sugita, communication personnelle) présentant un gradient d'abondance à la fois dans les données floristiques et polliniques.

La stratégie d'échantillonnage des sites modernes est spécifique pour chacune des deux méthodes. L'approche des analogues actuels nécessite de collecter préférentiellement les informations polliniques et floristiques dans des communautés végétales bien différenciées et liées aux conditions pastorales. Chaque situation pastorale (extensive, intensive, semi-intensive...) et chaque type de végétation (pâturage, fougère, hêtraie...) est décrite par plusieurs cas de figures d'analogues actuels (au minimum 3), conditions imposées par les analyses multivariées. En revanche, l'approche quantitative exige d'échantillonner aléatoirement les sites actuels. Ainsi, chaque composante paysagère aura la même chance d'être échantillonnée, conditions requises par les sous modèles ERV (Broström *et al.*, 2005).

Les deux bases de données (pyrénéenne et jurassienne) obtenues par chacune des méthodes présentent une application géographique restreinte. De plus, elles ne peuvent être utilisées que pour reconstituer la végétation passée présentant une composition et une structure proches de celles observées actuellement. Aucune approche ne remplace l'autre, elles doivent être considérées comme complémentaires et permettent d'aborder différents propos. L'approche des analogues actuels

s'attache à décrire les caractéristiques qualitatives d'un paysage en relation avec les types d'utilisation du territoire. Alors que l'utilisation des modèles de quantification (sous modèles ERV) permet d'aborder le paysage en quantifiant l'abondance des plantes dans la végétation autour du point de prélèvement. Cette approche requiert, pour les sites actuels, d'obtenir des données de végétation pondérées en fonction de la distance plantes émettrices/assemblages polliniques afin d'estimer la source pollinique adéquate contenue dans les assemblages polliniques et de calculer les productions polliniques des taxons clés entrant dans la composition du paysage végétal.

6.3 Influence de la pondération des données de végétation sur l'estimation de la source pollinique adéquate et des productions polliniques

La pluie pollinique des milieux de déposition reflète la végétation comme la somme de l'abondance des plantes situées à différentes distances (Janssen, 1967, Prentice, 1988). Les données de végétation doivent être pondérées par rapport au point de déposition pollinique pour qu'elles reflètent « the pollen sample's view » du paysage considéré (Webb III *et al.*, 1981). Par conséquent, la question n'est plus de savoir si il est nécessaire de pondérer ces données mais plutôt de savoir quelle méthode de pondération sera la plus appropriée (Broström *et al.*, 2004).

Dans le chapitre 5, différentes façons de pondérer les données de végétation ont été testées pour évaluer leur influence sur l'estimation de la source pollinique (RSAP) et des productions polliniques (PPE). Soit la pondération prend simplement en considération la distance plante/point de déposition pollinique ($1/d$ ou $1/d^2$) soit elle intègre, en supplément de la distance, les propriétés aérodynamiques des taxons impliqués dans les analyses (modèle de Prentice (1985)). Cette dernière option s'appuie sur un modèle de diffusion des petites particules atmosphériques issues d'une source au niveau du sol, ici considérée comme la « canopée », (Sutton, 1953, Chamberlain, 1975). Le modèle de Prentice, recommandé pour le matériel bryophytique, intègre des paramètres atmosphériques (turbulence, coefficient vertical de diffusion, vitesse du vent) et la vitesse de chute des grains de pollen des taxons considérés. Généralement dans la plupart des études les paramètres atmosphériques sont considérés comme stables et/ou fixés (Prentice, 1985, Sugita, 1994, Broström *et al.*, 2004). Au final, le modèle de dispersion/déposition (Prentice, 1985) dépend de la vitesse de chute des grains de pollen mesurée expérimentalement (Durham, 1946, Eisenhut, 1961, Di-Giovanni *et al.*, 1995, Bunting) ou calculée mathématiquement (Gregory, 1973, Chamberlain, 1975), comme ce fut le cas dans le chapitre 5, en prenant en compte le diamètre du grain de pollen (Beug, 2004).

La relation linéaire pollen/végétation a été explorée par les trois façons de pondérer la distance plante/point de déposition pollinique. Les sous modèles ERV calculent les paramètres (pente et point à l'origine) de cette relation pour différentes distances (incrément 1m) et la courbe des valeurs du

maximum de vraisemblance (« *likelihood function scores* ») en fonction de la distance (m) permet d'apprécier l'ajustement de la relation pollen/végétation.

Les trois pondérations ont permis d'obtenir une asymptote pour une distance signifiant que l'ajustement de la relation ne pouvait être amélioré au-delà de cette distance et définissant la source pollinique adéquate (RSAP). Cette distance a été évaluée mathématiquement par un nouveau logiciel (erv.asymptote.linear.exe, Sugita, non publié). Les résultats montrent que la distance définissant la RSAP diffère en fonction de la pondération utilisée.

Bien que Calcote (1995) ait démontré que la pondération $1/d^2$ produisait des résultats robustes comparables à ceux obtenus avec le modèle de dispersion, pour notre propos cette pondération n'est pas la plus appropriée. En effet, la méthode du maximum de vraisemblance présente des valeurs de probabilités plus fortes lorsque ces choix sont opérés, traduisant ainsi un plus faible ajustement de la relation pollen/végétation par rapport aux deux autres méthodes. De plus, cette pondération fournit une distance de RSAP très inférieure aux deux autres méthodes. En revanche, les pondérations $1/d$ et le modèle de Prentice produisent sensiblement les mêmes courbes et permettent de définir une distance de RSAP similaire. Toutefois, $1/d$ présente la meilleure corrélation entre les données polliniques et floristiques (plus faibles scores) et devrait être considérée, en théorie (Sugita, 1994), comme la plus appropriée pour estimer la RSAP et calculer les productions polliniques.

Cependant, le choix de la pondération ($1/d$ ou modèle de Prentice) exerce une influence non négligeable sur les valeurs de production pollinique, principalement observée pour les taxons dotés d'une forte vitesse de chute. Pour le cas spécifique d'*Abies* (vitesse de chute : 0.12 m/s), les valeurs de PPE oscillent entre 1.0 et 3.8 lorsque les pondérations $1/d$ et le modèle de Prentice sont respectivement utilisés (PPE exprimé par rapport au taxon de référence Poaceae et calculé avec le sous modèle ERV 1). En optant pour le modèle de dispersion, la présence des grains de pollen d'*Abies* dans un milieu de sédimentation implique la présence proche de la/les plantes émettrices, les grains de pollen présentant une faible capacité de dispersion. Le modèle de Prentice donnera plus de poids aux individus proches du milieu de déposition. A l'inverse, des taxons avec une faible vitesse de chute, comme *Pinus* (0.031 m/s) ou *Betula* (0.024 m/s), peuvent être transportés sur de longues distances, ainsi leur présence dans un spectre pollinique peut provenir de plantes émettrices à différentes distances (échelle locale et régionale) et reflète une image de la végétation plus large. Le modèle de Prentice permettra d'intégrer des données de végétation pour ces taxons pour de plus grandes distances, ce qui n'est définitivement pas le cas pour la pondération $1/d$ qui pondérera chaque espèce de la même façon.

La pondération $1/d$ semble adéquate si des taxons présentant une forte vitesse de chute ne sont pas intégrés dans les calculs. Dans le cas contraire et pour notre propos, il est préférable d'utiliser le modèle de Prentice pour estimer la RSAP et les PPE des taxons caractéristiques des pâturages boisés jurassiens. D'autres tests de comparaison pour ce site et avec d'autres sites doivent être envisagés. Comme le mentionne Nielsen (2003), qui observe les mêmes tendances, si la simple pondération $1/d$

fournit un aussi bon ajustement que le modèle de Prentice, la reconstitution des paysages s'appuyant sur cette pondération serait plus facile à interpréter.

6.4 La source pollinique adéquate (RSAP) pour les pâturages boisés des montagnes jurassiennes

La confrontation des données polliniques et floristiques actuelles, via l'utilisation des sous modèles ERV, a permis d'identifier la source pollinique à l'origine des grains de pollen conservés dans les mousses. Lorsque l'enjeu est de reconstituer quantitativement les paysages passés à partir d'un assemblage pollinique, il est important d'identifier la RSAP sur un jeu de taxons et non de s'intéresser à la source pollinique individuelle d'un taxon (Broström, 2002). C'est pourquoi la calibration de la relation pollen/végétation repose sur un jeu de taxons caractéristiques du paysage étudié.

Broström *et al.* (2005) ont montré l'effet d'une stratégie d'échantillonnage préférentielle sur l'estimation de la RSAP. Leur étude concernait une région ouverte du sud de la Suède et la sélection des sites s'était portée uniquement sur une composante paysagère dominante, celle des pâtures, excluant les forêts. L'identification de la RSAP s'est avérée difficile à déterminer. Ainsi il était essentiel, pour notre étude, de privilégier une stratégie d'échantillonnage aléatoire, pour que chaque composante paysagère, chaque patch ait la même probabilité d'être échantillonné. Les 20 sites sélectionnés recouvraient un large panel de types de végétation (pâtures, forêts et les situations intermédiaires) et englobaient différent degré de couverture forestière.

L'utilisation conjointe du sous modèle ERV 1 et la pondération du modèle de Prentice (Prentice, 1985) s'est avérée la plus judicieuse et la plus appropriée pour notre étude (chapitre 5). Le rayon de la RSAP a été déterminé pour 300m et la végétation comprise dans ce rayon contribue pour 80% à l'assemblage pollinique contenu dans les mousses. En d'autre terme, seulement 20 % des grains de pollen proviennent de la végétation au-delà de la distance 300m du point de prélèvement. L'apport pollinique lointain est principalement composé de deux taxons dominants de la végétation régionale (*Picea* et *Poaceae*).

6.4.1 Comparaison avec d'autres études

Les études empiriques ou les simulations visant à définir la RSAP d'un paysage actuel pour d'un type/taille de bassin donné sont nombreuses et décrites dans le paragraphe 1.2.2 et résumé par le tableau Tableau 6. 1.

Nous ne détaillerons ici que les études qui ont porté sur le même type de bassin (mousses, rayon de déposition 0.5m) ou effectués relativement proche de notre secteur. La RSAP déterminée pour notre étude ($R = 300\text{m}$) s'approche fortement de celle calculée ($R = 400\text{m}$) par Broström *et al.*

(2005) en simulant un paysage semi-ouvert du sud de la Suède. Dans leur étude, l'apport pollinique lointain constitue 38 % des assemblages polliniques conservés dans les mousses. Il est dominé par *Picea* et par deux taxons connus pour leur forte capacité de dispersion *Pinus* et *Betula*. La similarité des résultats obtenus dans des régions semi-ouvertes de deux pays différents est encourageante et laisse présager que la détermination de la RSAP de notre secteur est correcte. Soepber *et al.* (accepted) ont calculé la RSAP pour des petits lacs (rayon <250m) dans la région agricole du plateau suisse. Le rayon de la RSAP a été déterminé pour $R = 800\text{m}$ à partir du bord des lacs. Il est maintenant largement admis que l'image de la végétation reflétée dans les assemblages polliniques d'un bassin est fonction de la taille de celui-ci (Andersen, 1970, Jacobson & Bradshaw, 1981, Bradshaw & Webb III, 1985, Jackson, 1990, Sugita, 1994, Calcote, 1995). Il apparaît donc logique que la RSAP identifiée par Soepber (accepted) pour des petits lacs soit sensiblement plus large que celle identifiée pour des mousses. Dans leur étude, la composante pollinique régionale constitue 46% des assemblages polliniques, dominée par les taxons *Betula*, *Fagus* et *Pinus*. Dans ce cas la composante régionale est pratiquement supérieure à l'apport local, et peut expliquer les différences observées pour les PPE estimés pour ces deux régions (chapitre 5)

D'autres tests, à partir de nos données, sur l'influence de la taille du bassin sont en cours de traitement, voir paragraphe 6.5.2. Ces tests font varier la taille du bassin de collecte des mousses et montrent l'influence de ce paramètre sur l'estimation de la RSAP.

Type de végétation	Simulé (S) / Empirique (E)	Type de bassin	Taille du bassin (rayon en m)	RSAP (rayon en m)	Localisation	Auteurs
Forestière	S	dépressions	2	50-100	Michigan (Nord) - USA	Sugita (1994)
Forestière	E	dépressions	5	50	Michigan (Nord) - USA	Calcote (1995)
Forestière	E	dépressions	5	100	Michigan (Nord-ouest)	Calcote (1995)
Forestière	E	"fen carr"		50-100	Angleterre (Est)	Bunting et al. (2005)
Semi-ouverte	S	dépressions	5	800-1000	Suède (Sud)	Sugita et al. (1999)
Ouverte	S	dépressions	5	800 - 1000	Suède (Sud)	Sugita et al. (1999)
Forestière	S	lacs	50	300 - 400	Michigan (Nord) - USA	Sugita (1994)
Forestière	S	lacs	250	600 - 800	Michigan (Nord) - USA	Sugita (1994)
Semi-ouverte	S	lacs	100	800 - 1000	Suède (Sud)	Sugita et al. (1999)
Ouverte	S	lacs	100	800 - 1000	Suède (Sud)	Sugita et al. (1999)
Ouverte	E (1800 AD) *	lacs	120	1700	Danemark	Nielsen et Sugita (2005)
Ouverte	E	lacs	100 - 250	600 - 800	Plateau Suisse	Soepboer et al. (accepted)
Semi-ouverte	E	mousses	0.5	400	Suède (Sud)	Broström et al. (2005)
Semi-ouverte	S	mousses	0.5	800 - 1000	Suède (Sud)	Broström et al. (2005)
Ouverte	E	mousses	0.5	400	Suède (Sud)	Broström et al. (2005)
Ouverte	S	mousses	0.5	800 - 1000	Suède (Sud)	Broström et al. (2005)
Semi-ouverte	E	mousses	0.5	300	Jura Suisse	Mazier - chapitre 5

Tableau 6. 1 : Synthèse des RSAP estimées, empiriquement ou par simulation, pour différentes régions et différents types/tailles de bassins. * Données empiriques obtenues à partir des cartes historiques AD 1800. Tableau reproduit avec permission de Broström (2002) et complété avec des données récemment publiées.

6.4.2 Influence de la structure de la végétation

Sugita (1994) a montré par des simulations que la taille du bassin et la structure de la végétation font partie des principaux facteurs influençant la RSAP. Lorsque la taille du bassin est constante, la source pollinique adéquate est fonction de la structure de la végétation et de la taille des unités paysagères (types de végétation) qui la composent (Bunting *et al.*, 2004). Ainsi, plus la taille des patchs est grande plus le rayon définissant la RSAP sera important. Ceci s'explique par le fait que l'apport pollinique considéré comme constant entre les sites (issus d'une région floristiquement homogène) sera obtenu pour des distances plus proches du point de déposition pollinique lorsque les patchs de végétation sont petits et répartis équitablement dans le paysage (Broström *et al.*, 2005). De même l'intégration d'unités paysagères considérées comme rare dans le paysage étudié, entraîne une RSAP plus large afin de tenir compte de ces composantes rares (Broström *et al.*, 2005). Dès lors, se pose le problème de la définition d'un patch de végétation, de son niveau de détermination et du détail de sa composition floristique.

Jackson et Smith (1994) expliquent que les palynologues ont une perception de la végétation, par les assemblages polliniques, qui diffère de la perception des écologues. Ces derniers adoptent « organism's eye perception » de l'environnement afin de cibler les échelles pour lesquelles les interactions et les mécanismes opèrent. Les palynologues développent « pollen's eye view » du paysage pour reconstruire la composition et la structure pour des échelles spatiales adéquates avec le maximum de précision possible, en tenant compte des différences de dispersion et de production pollinique et l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Ainsi, la complexité des études pollen/végétation repose en partie sur la conciliation des données polliniques et floristiques et les différentes échelles spatiales de travail.

Dans le chapitre 5, un patch de végétation correspond à une unité typologique (coenotaxon) définie par la phytosociologie synusiale intégrée (De Foucault, 1986, Gillet, 1986, Julve, 1986, Gillet *et al.*, 1991, Gillet & Gallandat, 1996). Cette unité abstraite ne correspond pas au niveau le plus détaillé existant. Le niveau de classification le plus précis, le syntaxon, décrit des synusies connexes ou fragmentées spatialement dont les organismes sont suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique, leur périodicité... Cette unité typologique est trop détaillée pour notre propos et ne permet pas d'appréhender la relation pollen/végétation pour un jeu de taxons, incluant des taxons herbacés, arbustifs et arboréens. En revanche, le niveau supérieur (coenotaxon) offre la possibilité d'accéder à la structure du paysage et a donc été privilégié dans le chapitre 5. Dans d'autres études (Broström *et al.*, 2004, 2005, Soepboer *et al.*, accepted), la définition du patch est moins détaillée, elle est principalement dérivée de la classification Corine biotope et ne permet pas de distinguer autant de degré dans le groupe des prairies, des forêts et des situations intermédiaires. Ce qui implique une taille des patchs généralement plus grande, d'où une RSAP plus large, expliquant en partie la différence observée entre les résultats jurassiens (RSAP de 300m) et suédois (RSAP de

400m) (Broström *et al.*, 2005) pour un même degré d'ouverture du paysage (semi-ouvert) et le même matériel d'étude (mousses). Ce constat est également valable pour la différence observée entre nos résultats simulés (§ 2.2.3) et empiriques (chapitre 5). Dans la simulation, les types de végétation (CoeE) ont été regroupés par taux de recouvrement forestier pour simplifier le scénario du paysage d'étude, tout en constituant des patchs plus larges que ceux observés dans la réalité. La RSAP simulée a été déterminée pour un rayon de 700-800m et la RSAP « empirique » a été calculée pour R= 300m, cette différence est en partie corrélée avec la taille des patchs constituant le paysage étudié. Ce résultat corrobore ceux de Broström *et al.*, (2005) qui ont obtenu des RSAP différentes entre des données empiriques (données acquises sur le terrain) et simulées (extraites de cartes de végétation). Les auteurs expriment le fait que ces différences sont imputables à la taille des patchs de végétation, particulièrement à proximité des points d'échantillons polliniques (0-10 m de distance). La différence observée pour les RSAP calculées dans cette thèse peut également être induite par les taxons inclus dans les deux analyses. Les taxons inclus dans la simulation devaient être renseignés par leur vitesse de chute, données issues de la littérature (Eisenhut, 1961, Gregory, 1973, Sugita, 1993, 1994, Broström *et al.*, 2004), et par leur production pollinique, données issues des travaux précédents (Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2005, Bunting *et al.*, 2005). Or ces taxons n'étaient pas tous représentatifs et caractéristiques des pâturages boisés jurassiens, ce qui peut également expliquer la différence entre les deux résultats obtenus pour la RSAP et met l'accent sur le besoin d'acquérir des mesures de production pollinique pour les taxons caractéristiques du paysage étudié.

Si les paysages actuels et passés présentent la même structure de la végétation, taille et répartitions des patchs similaires, la RSAP obtenue à partir des données empiriques suggère que la reconstitution quantitative des paysages serait possible pour un rayon de 300m autour des points de prélèvements (petite tourbière, profils de sols).

6.4.3 Autres facteurs influençant la RSAP

D'autres facteurs peuvent potentiellement agir sur la RSAP, comme les conditions atmosphériques, la vitesse et la direction du vent, le nombre de taxons inclus dans les analyses et les sous modèles ERV utilisés pour estimer la RSAP.

Dans les modèles de dispersion/déposition pollinique (Prentice, 1985, Sugita, 1994), les conditions atmosphériques sont considérées comme stables. En réalité, les conditions atmosphériques (paramètre de turbulence, coefficient vertical de diffusion) sont souvent instable et pourraient conditionner la dispersion des grains de pollen (Jackson & Lyford, 1999). Cependant, des simulations ont montré que l'estimation de la RSAP n'était pas influencée par les conditions atmosphériques, stables ou instables (Sugita, non publié).

Théoriquement, la source pollinique adéquate peut augmenter en fonction de la vitesse du vent (Prentice, 1985). Cependant, la vitesse du vent influe principalement sur l'apport pollinique lointain considéré comme constant entre les sites : plus le vent sera fort plus cette composante sera importante (Nielsen & Sugita, 2005). L'augmentation de la vitesse du vent a moins d'effet sur la composante pollinique locale et n'agit pas sur la RSAP. D'autres études sur notre site sont nécessaires pour répondre à cette question.

Toutes les études ne s'accordent pas sur l'influence du nombre de taxons, inclus dans les analyses, sur la RSAP. Sugita *et al.* (1999) tendent à démontrer que le nombre de taxons ne devrait pas avoir d'influence. Nielsen et Sugita (2005) ont prouvé que l'influence du nombre de taxon existe mais qu'elle est corrélée avec la taille et la composition des patchs de végétation. Plus les patchs sont larges, plus la distance nécessaire pour calibrer l'apport pollinique lointain augmente. Ainsi le nombre de taxon affecte la RSAP, principalement parce qu'il est lié à la structure et la composition de la végétation.

Les sous modèles ERV diffèrent suivant l'hypothèse de travail concernant l'apport pollinique lointain, et le choix du sous modèle semble avoir une influence sur la RSAP et les PPE (chapitre 5, (Broström *et al.*, 2004)), ce qui n'est pas le cas dans d'autres études (Nielsen & Sugita, 2005). Dans le chapitre 5, les trois sous modèles ont été testés pour identifier celui qui ajuste au mieux la relation pollen/végétation. La méthode du maximum de vraisemblance présente des valeurs de probabilités plus faibles pour le sous modèle 1. Ce sous modèle est robuste tant que l'apport pollinique lointain est négligeable par rapport à l'apport pollinique local (Prentice & Parsons, 1983). Ce qui sous entend que peu de taxons intégrés dans les analyses soient transportés sur de longues distances, comme *Betula* et *Pinus*. Ces taxons n'étaient pas ou guère présent dans la végétation de notre secteur d'étude, ils ne sont donc pas considérés comme des taxons caractéristiques du paysage étudié et n'ont pas été intégrés dans les analyses pour estimer la RSAP et les productions polliniques.

6.5 Productions polliniques des taxons clés des pâturages boisés jurassiens.

Les données de végétation pondérées et les données polliniques de surface (mousses) ont permis de calibrer la relation linéaire pollen/végétation pour onze taxons polliniques caractéristiques des pâturages boisés du massif jurassien (chapitre 5). La relation a été établie en utilisant le sous modèle ERV 1 (Parsons & Prentice, 1981, Prentice & Parsons, 1983) et les données de végétation ont été pondérées avec le modèle de dispersion/déposition pollinique de Prentice (Prentice, 1985). Cette pondération doit être privilégiée lorsque les informations sur la vitesse de chute sont disponibles. En effet la pondération influence considérablement les résultats des PPE, spécialement pour les taxons avec une vitesse de chute élevée (chapitre 5, § 6.3).

Le sous modèle ERV 1 permet d'obtenir systématiquement les probabilités de vraisemblance les plus faibles, quelque soit la fonction de pondération de la distance plantes/pollen utilisée (chapitre 5). Comme vu précédemment (chapitre 5, § 6.3) la pondération utilisant le modèle de dispersion/déposition de Prentice a été préférée pour les calculs de PPE. L'ajustement (R^2) de la relation pollen/végétation est généralement meilleur lorsque le sous modèle 1 est utilisé (Fig. 6. 1). Toutefois, ce constat est principalement valable pour les taxons herbacés et moins pour les taxons arboréens comme pour *Abies*, *Acer* et *Picea*.

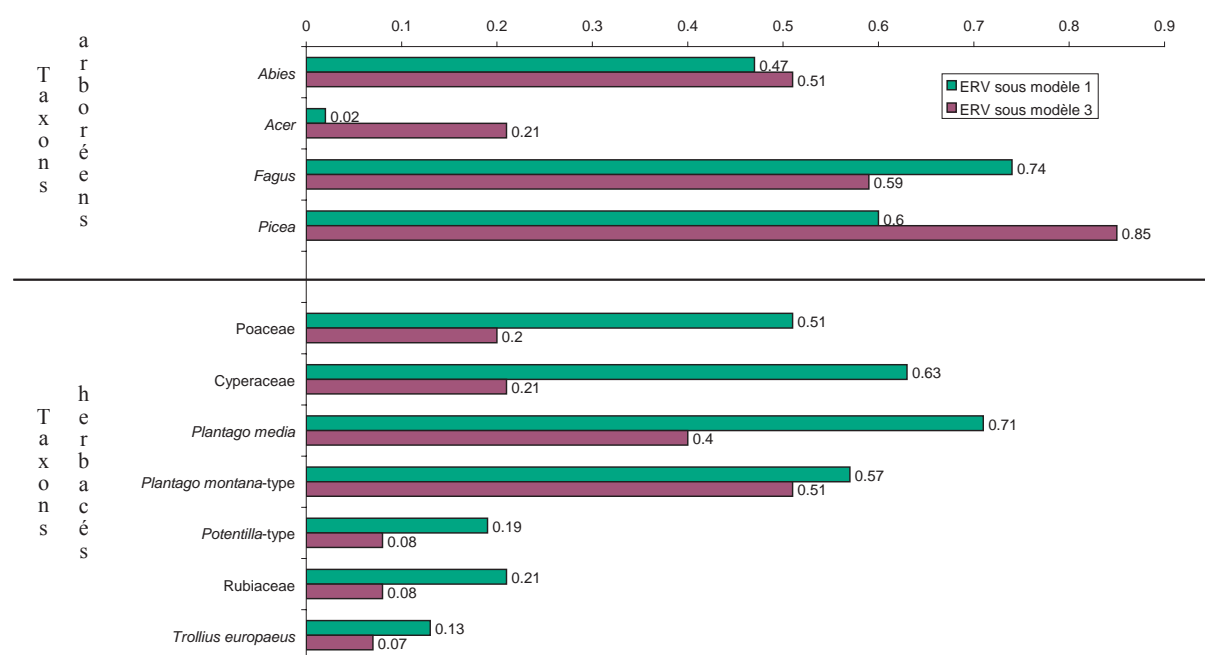


Fig. 6. 1 : Calcul du coefficient de régression linéaire (R^2) de la relation pollen/végétation (distance de la RSAP) pour chacun des onze taxons inclus dans les analyses. Comparaison des résultats obtenus pour les deux sous modèles 1 et 3 avec la pondération du modèle de dispersion/déposition.

Le nombre de taxons pouvant être inclus dans les analyses ERV est limité en fonction du nombre de sites disponibles pour la calibration. Il convient de réduire de moitié le nombre de taxon par rapport au nombre de sites. De plus, seuls les taxons présentant un gradient d'abondance dans les deux jeux de données (polliniques et floristiques) répondent aux exigences des modèles. Certains taxons comme *Pinus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Betula* font parti des taxons dominants dans les assemblages polliniques, mais ils sont jamais ou rarement rencontrés dans les relevés de végétation et/ou inventoriés pas des études botaniques précédentes (Aubert, 1901, Vittoz, 1998). Ces taxons sont transportés sur de longues distances, fait corroboré par des pourcentages similaires entre les sites, et ne peuvent être inclus dans les analyses. A l'inverse des taxons comme *Vaccinium*, *Alchemilla*-type, pour ne citer que ceux là, sont fréquemment rencontrés dans la végétation, mais leur grains de pollen

sont plus rarement retrouvés dans les assemblages polliniques. Seulement 11 taxons répondaient aux contraintes imposées par les modèles et permettaient d'établir correctement la relation pollen/plante pour estimer leur production pollinique (Fig 6.2).

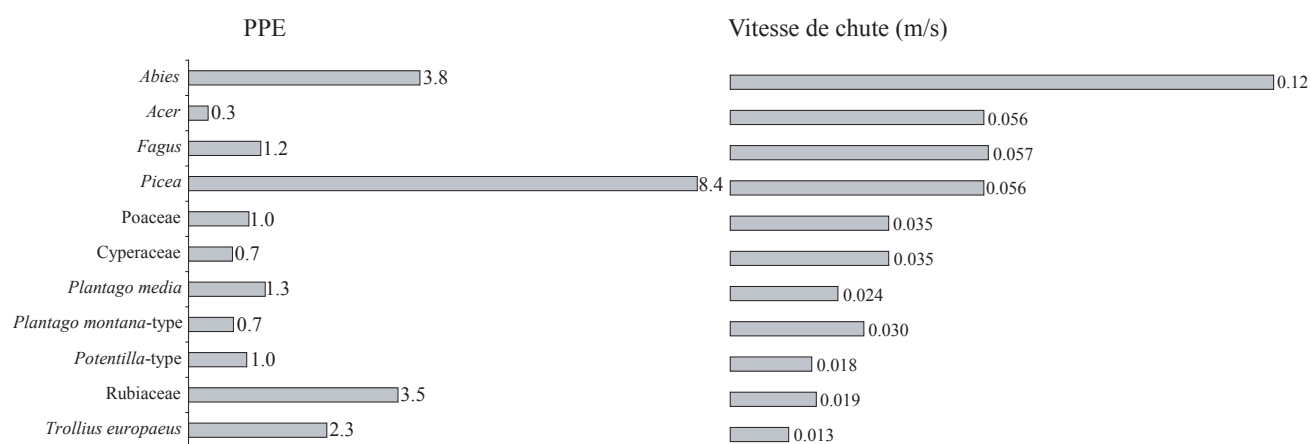


Fig. 6. 2 : Production pollinique (PPE) et vitesse de chute (m/s) de 11 taxons caractéristiques des pâturages boisés du massif jurassien. Les PPE sont exprimés par rapport au taxon de référence Poaceae et calculés avec le sous modèle ERV 1, pondération modèle de Prentice (Prentice, 1985) et vitesse du vent fixé à 3m/s.

Les résultats montrent qu'en général les taxons arboréens produisent plus de grains de pollen que les taxons herbacés, principalement *Picea* et *Abies*. Par exemple, *Picea* produit 8 fois plus de grains de pollen que Poaceae. Ainsi transcrire directement le pourcentage des taxons herbacés en pourcentage d'ouverture du milieu sans tenir compte des productions polliniques des taxons risque d'entraîner une sous représentation des milieux ouverts. De même, si on s'intéresse individuellement aux taxons, la proportion d'*Acer* dans la végétation sera sous évaluée par rapport aux taxons *Abies* et *Picea*. A l'inverse, certains taxons herbacés comme Rubiaceae et *Trollius europaeus* présentent de fortes valeurs pour les PPE et une faible vitesse de chute (Fig 6.2), leur permettant ainsi d'être dispersés plus facilement que les grains de pollen d'*Acer*. Ces constats appuient la nécessité de prendre en compte les productions polliniques des taxons pour reconstituer les paysages à partir des données polliniques fossiles.

6.5.1 Comparaison des PPE obtenus dans d'autres pays européens.

La comparaison avec d'autres études sur les PPE acquis dans le reste de l'Europe (chapitre 5 et Tableau 6. 2) révèle que les PPE ne sont pas similaires suivant les régions d'étude. Ces différences peuvent être induite par un contexte climatique, pédologique, géologique, topographique propre à chaque région. De même les plantes peuvent être en limite de leur distribution géographique ou en

compétition avec d'autres espèces, ce qui pourrait influencer leur capacité à polliniser. D'autres hypothèses peuvent être émises comme le choix du taxon de référence, le détail des données floristiques disponibles, et les paramètres atmosphériques (vitesse et direction du vent).

	Norvège	Suède (Sud)	Jura Suisse	Angleterre (Calthorpe broad)	Angleterre (Weatfen)	Dannemark	Plateau Suisse
	Echantillons bryophytiques					Echantillons lacustres	
<i>Taxon référence sous modèle ERV</i>	Poaceae 1	Poaceae 3	Poaceae 1	Quercus 1	Quercus 1	Poaceae 1	Poaceae 3
<i>Taxons herbacés</i>							
<i>Calluna vulgaris</i>	1,07 a	4,70 b				0.91 f	
<i>Cerealia t.</i>		3,20 b				0.66 f	0,0008 g
<i>Comp. SF Cich</i>	0,06a	0,24 b					0,17 g
<i>Cyperaceae</i>	0,29 a	1,00 b	0.73 d				
<i>Filipendula</i>		2,48 b					
<i>Plantago lanceolata</i>	1,99 a	12,76 b				0.47 f	0,24 g
<i>Plantago media</i>			1.27 d				
<i>Plantago montana</i>			0.74 d				
<i>Poaceae</i>	1.00 a	1.00 b	1.00 d			1.00 f	1.00 g
<i>Potentilla t.</i>	0,14 a	2,47 b	0.96 d				
<i>Ranunculus acris t.</i>	0,07 a	3,85 b					
<i>Rubiaceae</i>	0,42 a	3,95 b	3.47 d				
<i>Rumex acetosa t.</i>	0,13 a	4,74 b				0.45 f	
<i>Trollius</i>			2.29 d				
<i>Taxons ligneux</i>							
<i>Abies</i>			3.83 d				9,92 g
<i>Acer</i>			0.32 d				
<i>Alnus</i>		4,20 c		1.52 e	0.9 e		
<i>Betula</i>		8,90 c		1.06 e			2,42 g
<i>Carpinus</i>							4,56 g
<i>Corylus</i>		1,40 c			0.16 e		2,58 g
<i>Fagus</i>		6,70 c	1.2 d			2.21 f	0,76 g
<i>Fraxinus</i>		0,70 c		0.12 e	0.01 e		1,39 g
<i>Juniperus</i>		2,10 c					
<i>Picea</i>		1,80 c	8.43 d			2.24 f	0,57 g
<i>Pinus</i>		5,70 c				0.19 f	1,35 g
<i>Quercus</i>		7,60 c		1.00 e	1.00 e		2,56 g
<i>Salix</i>		1,30 c		0.19 e	0.41 e		
<i>Tilia</i>		1,30 c					
<i>Ulmus</i>		0,80 c					
Nombre de taxons	9	25	11	5	5	8	13

Tableau 6. 2 : Synthèse des productions polliniques (29 taxons) acquises dans différents pays ou régions. Le type de matériel de surface, le taxon de référence et le sous modèle utilisé sont indiqués. Les modèles de diffusion et de déposition pollinique utilisés pour pondérer les données de végétation sont le modèle de Prentice (1985) pour les mousses et celui de Sugita (1994) pour les lacs. Le vent a été fixé à 3m.s⁻¹. Données publiées par a) Hjelle (1998), b) Broström (2004), c) Sugita *et al.* (1999), d) Mazier (chapitre 5), e) Bunting *et al.* (2005), f) Nielsen (2004) et g) Soepboer (accepté).

6.5.1.1 *Taxon de référence*

Dans la plupart des études, le taxon Poaceae est choisi comme taxon de référence car il est généralement présent et bien représenté à la fois dans les assemblages polliniques et dans les données de végétation. Cependant, ce taxon regroupe un grand nombre d'espèces floristiques qui peuvent différer suivant la région d'étude (Broström, 2002). Il est probable que certaines espèces produisent plus de grains de pollen que d'autre. Il serait conseillé de choisir un taxon de référence comme *Picea* qui comprend dans notre région une seule espèce floristique (*Picea abies*). Cependant, les modèles ERV requièrent un taxon présentant une valeur intermédiaire pour les PPE (Prentice & Parsons, 1983), ce qui n'est résolument pas le cas pour *Picea* présentant la plus forte valeur (8.3).

La forte production pollinique de *Picea* pourrait être liée aux conditions climatiques. Plusieurs études ont mis en évidence les différences de production polliniques annuelles (van der Knaap *et al.*, 2000, Hicks *et al.*, 2001, van der Knaap *et al.*, 2001, van der Knaap & van Leeuwen, 2003). Si les mousses enregistrent moins de deux ans de pluie pollinique (Cundill, 1991, Räsänen *et al.*, 2004), les variations climatiques interannuelles (température, précipitation) pourraient avoir une incidence non négligeable sur l'estimation des PPE. Des trappes polliniques ont été mises en place sur notre secteur depuis 2001 par l'équipe du laboratoire de paléoécologie de Bern, la confrontation des données polliniques enregistrées sur cinq années (2001-2006) pourrait permettre de statuer sur les variations polliniques interannuelles et d'évaluer l'impact d'une année de sécheresse comme l'année 2003, date de récolte des mousses, sur le contenu pollinique. Si les résultats révèlent un impact positif ou négatif, les PPE produits au cours de cette étude risquent d'être remis en doute. Il faudra mettre au point d'autres protocoles pour calculer les productions polliniques (échantillonner sur plusieurs années et moyenner les données). Néanmoins, à l'heure actuelle, seul ce jeu de données PPE est disponible pour la France et pour des régions montagneuses.

6.5.1.2 *Détail et précision des données de végétation*

La calibration de la relation pollen/végétation pour estimer les PPE, requiert d'obtenir des informations sur la distribution et la composition des plantes dans chaque unité de végétation (composante paysagère). Dans un premier temps, il faut déjà évaluer la proportion et la distribution des différentes communautés végétales rencontrées autour des points de prélèvements polliniques. Cette opération nécessite d'obtenir et d'interpréter des photographies aériennes infra-rouge ou couleur, quand elles existent et sont accessibles. Mais le plus gros travail repose sur l'évaluation de la composition floristique de chaque communauté. Suivant les études, ces étapes sont plus ou moins difficiles à résoudre et peuvent avoir une influence sur la qualité des données de végétation utilisées par les sous modèles ERV. Le détail de précision des types de végétation (différenciation ou non de différentes forêts, pâtures) aura une influence sur la taille des patches de la végétation et par conséquent

sur l'estimation du rayon de la source pollinique adéquate, information nécessaire pour calculer les PPE (chapitre 5). L'identification de ce rayon est possible si et seulement si des données de végétation sur une grande distance sont disponibles (Rayon des relevés de végétation > Rayon de la RSAP). Si cette étape est encore facilement accessible pour la plupart des études, l'étape suivante qui consiste à estimer la composition floristique de chaque communauté s'avère plus compliquée. Certaines études s'appuient sur des inventaires forestiers, agricoles (Nielsen, 2004) ou sur un certain nombre de relevés de végétation acquis sur le terrain (Soepboer *et al.*, accepted). Pour notre étude, une typologie et une cartographie des différentes communautés végétales rencontrées sur le Parc Jurassien Vaudois étaient soit disponible soit ont été complétées par nos soins. Chaque type de végétation était décrit par une liste exhaustive des plantes inventoriées sur cette zone. En conciliant les données de terrain acquis au cours de cette étude et les données extraites des cartes de végétation, il a été possible d'obtenir des données de végétation très détaillée pour chaque bande cercle d'un mètre entre 0-1500 m de distance des points de prélèvements polliniques. Cette précision des données de végétation (composition floristique pour chaque bande mètre) n'avait encore jamais été obtenue. La qualité de ces données a permis de pondérer précisément la distance pollen/plante pour estimer la RSAP et les PPE. Toutefois, il faut signaler le fait que les types de végétation ont finalement été décrit sur la base de 28 taxons, présents à la fois dans les données polliniques et floristiques (liste floristique préalablement fixée, voir paragraphe 2.2.4.4). Les pourcentages pour chacun des 28 taxons ont donc été recalculés sur la base des 28 taxons, ce qui engendre une sur-représentation des espèces dominantes. A l'heure actuelle, nous ignorons les effets de ce choix sur l'estimation des productions polliniques. Les études précédentes se sont également basées sur un choix de taxons restreint.

6.5.1.3 *Vitesse et direction du vent*

Les grains de pollen contenus dans un milieu de déposition peuvent avoir été transportés de différentes façons dans un milieu semi-ouvert. Ils peuvent être véhiculés par le vent (par-dessus la canopée (Cc), au travers de la canopée (Ct), provenir directement des plantes à proximité (Cg) ou par la pluie et les nuages (Cr) et transportés par ruissellement (Cw) (Tauber, 1965, Jacobson & Bradshaw, 1981). Prentice (Prentice, 1985, 1988) a souligné l'importance et la dominance du transport pollinique aérien par dessus la canopée (Cc) par rapport aux autres composantes. Ainsi, la vitesse du vent pourrait avoir une influence non négligeable sur la composition pollinique enregistrée au point de déposition.

Nielsen (2004) a travaillé, par simulation, sur la variation des assemblages polliniques de surface (lacs) induite par des changements du paramètre vitesse du vent (en utilisant le même jeu de PPE). Ses travaux montrent que la vitesse du vent agit sur la pondération de la distance pollen/plante en utilisant le modèle de dispersion/déposition (Sugita, 1994). Pour une forte vitesse de vent, tous les taxons polliniques peuvent être transportés sur de plus longues distances. Néanmoins, les taxons

polliniques présentant une forte valeur de chute sont dispersés sur de plus longues distances lorsque la vitesse du vent augmente. Ainsi les taxons lourds seront mieux représentés dans les assemblages polliniques.

Encore peu d'études se sont intéressées à l'influence directe de la vitesse du vent sur les calculs de production polliniques. Soepboer *et al.* (accepted) ont testé l'effet du vent (3 et 4 m/s) sur les PPE en utilisant toujours le modèle de dispersion/déposition (Sugita, 1994). Ses résultats révèlent que les taxons les plus affectés sont les taxons très lourds, valeur élevée pour la vitesse de chute, notamment pour *Abies* (0.12m/s). Plus la vitesse de vent augmente, plus la valeur PPE diminue. En revanche, les taxons *Picea*, *Fagus* semblent moins affectés par la vitesse du vent. Une autre étude en cours dans l'est des alpes suisses (altitude 1800m) semble corroborer les résultats précédents (Sjögren *et al.*, in progress). Dans le massif jurassien, la vitesse du vent peut varier en fonction de la topographie (différence entre le fond des vallées et des sommets) et oscille entre une vitesse moyenne annuelle de 7.8m/s et 2.1m/s (Bloesch & Calame, 1994). D'autres calculs sur nos données pourraient permettre de tester les hypothèses émises précédemment. Toutefois, la vitesse du vent est un paramètre fixé comme constant dans le temps (pas de variation annuelle) et dans l'espace (non prise en compte de la direction du vent).

Le Jura présente une orientation NE – S0 et les vents dominants proviennent plutôt de l'ouest ou de l'est. Le massif peut faire barrage à ces vents en les déviant de leur trajectoire initiale pour les guider vers le fond des vallées (Vittoz, 1998), ce qui implique une rosette des vents non uniforme. De plus, les taxons herbacés et arboréens sont émis à différentes hauteurs du sol et la vitesse du vent peut également dépendre de la hauteur (vent plus fort au dessus de la canopée). Les sous modèles ERV considèrent que les grains de pollen sont émis à la même hauteur (canopée) (Sugita *et al.*, 1998). Le vent qui transporte les grains de pollen vers les mousses varie en fonction de la topographie et des différences de structure de la végétation (Nielsen, 2004), mais la dimension 3D de la dynamique du vent dans un paysage hétérogène est complexe et a été très peu étudiée. Ainsi la vitesse du vent est souvent considérée comme une moyenne des données disponibles et dans la plupart des études est fixée à 3m/s (Calcote, 1995, Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2004, Bunting *et al.*, 2004, Broström *et al.*, 2005). Récemment, de nouveaux logiciels, regroupés sous le nom de HUMPOL (Bunting & Middleton, 2005), offrent la possibilité de prendre en compte la direction des vents. Les données de végétation, présentées dans le chapitre 5 et le paragraphe 2.2.4, ont pris en compte les points cardinaux et ont été acquises par cadrat (N-E, E-S, S-W, W-N). Ces données pourront être intégrées dans de prochaines études pour tester l'effet de la direction des vents sur les productions polliniques.

6.5.2 Effet du paramètre taille du bassin sur l'estimation des PPE

Parmi les paramètres d'entrée dans les sous modèles ERV, figure le rayon du bassin de déposition étudié. Lorsque les études portent sur du matériel bryophytique, les sous modèles requièrent un rayon de collecte des mousses différent de la valeur 0 (Sugita, communication personnelle, 2005). Généralement ce rayon est fixé à 0.5 m (Broström *et al.*, 2004) ou 1m, car il existe toujours une « ouverture de la canopée » au dessus des mousses, cet espace n'est pas complètement recouvert par des herbacées. De plus les mousses ont été collectées dans un rayon de 0.5m pour notre étude comme pour Broström *et al.* (2004). A ce jour, aucune étude ne s'est intéressée à faire varier le rayon de collecte des mousses. Quel serait l'effet de la variation de ce paramètre sur le calcul de la RSAP et par conséquent des PPE ? Quelle est la part de la contribution des plantes à proximité directe des mousses sur les assemblages polliniques ? Changer le rayon de collecte des mousses, revient à considérer que les plantes comprises dans ce rayon auraient peu d'influence pour la relation pollen/végétation.

Une série de tests ont été effectués en faisant varier seulement la taille du rayon de collecte des mousses : $R = 0.5m, 1m, 2m, 3m, 4m$ et $5m$. Pour se faire, il suffit de changer la valeur du paramètre dans le script du logiciel ERV-v6 (Sugita, non publié). Les analyses ont porté sur les trois sous modèles ERV, avec la pondération du modèle de Prentice et une vitesse de vent fixée à $3m/s$. Pour chaque calcul, la source pollinique adéquate a été estimée mathématiquement (§ 2.2.6.2) et a permis de calculer les PPE en moyennant les valeurs de PPE obtenus entre les distances de la RSAP et du dernier relevé de végétation (1500m).

Les résultats de ces tests montrent que la RSAP est sensible non seulement au sous modèle ERV mais également au rayon du bassin (Tableau 6. 3). Plus la taille du bassin augmente, plus la différence de RSAP entre les trois sous modèles diminue. Les sous modèles ERV 2 et 3 produisent pratiquement les mêmes résultats, ce qui avait déjà été observé dans le chapitre 5. Le sous modèle ERV 1 produit la valeur du maximum de vraisemblance la plus faible pour un rayon de 3m. Comme dans le chapitre 5, le sous modèle 1 semble être plus approprié pour ajuster au mieux la relation pollen/végétation. Considérant un rayon de collecte des mousses de 3m, la source pollinique adéquate des pâturages boisés serait autour de 180m. Au-delà du rayon 3m, les valeurs du maximum de vraisemblance augmente à nouveau pour le sous modèle 1. Les deux autres sous modèles (2 et 3) présentent des faibles valeurs du maximum de vraisemblance pour un rayon de 4m, la RSAP serait autour de 240-250m. En théorie, le sous modèle ERV 1 pour un rayon de 3m donne les meilleurs résultats et devrait être utilisé pour calculer les PPE.

		0.5 m	1 m	2m	3m	4m	5m
sous modèle ERV 1	Valeurs MV	15609	15576	15543	15536	15541	15552
	RSAP	284	176	197	181	144	94
sous modèle ERV 2	Valeurs MV	15682	15627	15570	15547	15544	15550
	RSAP	604	322	310	277	246	222
sous modèle ERV 3	Valeurs MV	15682	15627	15570	15548	15544	15550
	RSAP	694	345	316	244	239	201

Tableau 6. 3 : Influence de la taille du bassin sur la source pollinique adéquate en utilisant les trois sous modèles ERV et la pondération du modèle de Prentice. Valeurs MV signifie valeurs du maximum de vraisemblance

Les productions polliniques semblent également être affectées par la taille du bassin (Fig. 6. 3). Les valeurs de PPE sont principalement et particulièrement sensibles lorsque les sous modèles 2 et 3 sont utilisés. Si on prend l'exemple de *Picea* et du sous modèle ERV 3, les valeurs de PPE oscillent entre 7.0 pour R = 0.5m et 92.8 pour R = 5m. Les deux taxons les plus affectés sont *Abies* et *Picea*. En revanche, les valeurs de PPE ne fluctuent pas ou peu avec le sous modèle ERV1 entre 0.5 et 5 m de rayon, ce qui semble confirmer la fiabilité de ce sous modèle et laisse présager que les PPE produits pour le chapitre 5 sont correctes.

Toutefois, ces premiers résultats nécessitent d'autres tests pour savoir si les différences observées entre R = 0.5 et 5m ne résultent pas d'un artefact mathématique, comprendre pourquoi les sous modèles ERV 2 et 3 produisent des PPE si différents du sous modèle 1 et identifier correctement la source pollinique adéquate. Ces premiers résultats sous entendent que la végétation comprise dans un rayon de 3m autour des points de prélèvements ne permettent pas d'établir correctement la relation pollen/végétation. Doit-on penser que cette végétation aurait peu d'impact sur l'analyse des données et sur l'estimation de la source pollinique adéquate. Autrement dit cette végétation contribuerait peu aux assemblages polliniques de surface enregistrés dans les mousses. Ou bien est-ce un problème dans la façon dont les sous modèles ERV traite la végétation à proximité directe du point de prélèvement ? A l'heure actuelle, nous ne sommes pas en mesure d'apporter une réponse à ces questions. D'autres analyses sont en cours pour tester les sous modèles et l'impact de la végétation à proximité directe sur la relation pollen/végétation.

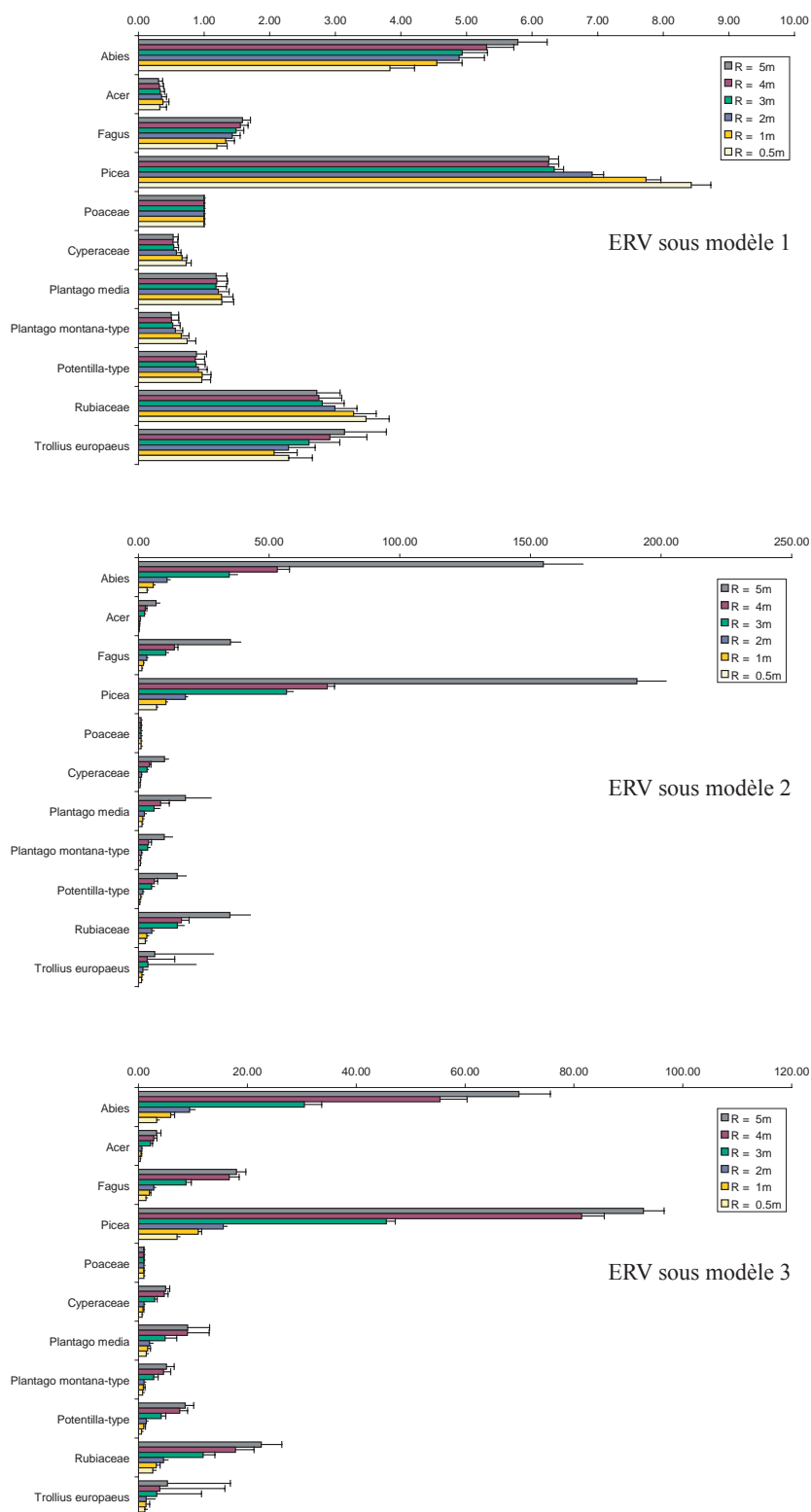


Fig.6. 3 : Effet de la taille du bassin sur les valeurs de productions polliniques en utilisant les trois sous modèles ERV et la pondération du modèle de Prentice.

Pour pouvoir reconstituer la flore et les paysages anciens d'une région, l'approche quantitative exige d'obtenir au préalable la production pollinique des taxons clés du paysage sur lesquels repose la reconstitution. Cette étude a permis d'estimer la production pollinique de onze taxons caractéristiques du paysage jurassien des pâturages boisés. Une synthèse des PPE disponibles pour un ensemble de pays et de régions est en cours (Broström *et al.*, in prep). Des PPE ont été estimés à partir d'échantillons de surface de lacs pour la Suisse (Plateau Suisse), l'Estonie, la Norvège et le Danemark et à partir d'échantillons bryophytiques pour les pays suivants : Etats-Unis (Wisconsin et Michigan), Norvège, Suède (pour le nord, centre et sud), Angleterre, Ecosse et la Suisse (cette étude). Cette étude apporte le premier jeu de données disponibles pour la production pollinique de taxons arboréens et herbacées pour la région franco-suisse, et plus généralement pour la France. Ces résultats s'appliquent préférentiellement au Massif jurassien et constituent le premier pas vers la reconstitution quantitative du paysage hétérogène de ce secteur.

6.6 Perspectives

Cette thèse a permis d'estimer la production pollinique pour onze taxons (4 taxons arboréens et 6 taxons herbacées) caractéristiques des pâturages boisés du massif jurassien. Plus de sites répartis sur la haute chaîne auraient probablement autorisé la calibration de taxons supplémentaires inventoriés dans les relevés de végétation mais insuffisamment représentés dans les assemblages polliniques actuels, comme *Alchemilla*-type, Compositae Subfam. Cichorioideae, Brassicaceae, *Vaccinium*. Les onze taxons calibrés sont fréquemment représentés dans les assemblages polliniques fossiles, néanmoins certains taxons comme *Betula*, *Fraxinus*, *Corylus* et Chenopodiaceae-type semblent également abondant dans les spectres fossiles mais absent ou faiblement inventoriés dans la végétation actuelle (Sjögren, communication personnelle, 2003). L'intégration de nouveaux sites comportant ces taxons permettrait de compléter le jeu de données PPE. Pour l'instant, les PPE des taxons arboréens (*Betula*, *Fraxinus*, *Corylus*) sont disponibles pour le plateau agricole suisse (Soepboer *et al.*, accepted) et peuvent être utilisés pour reconstituer les paysages passés sur notre secteur.

Deux approches complémentaires peuvent être envisagées pour reconstituer les paléopaysages : l'algorithme de reconstruction des paysages (« *Landscape Reconstruction Algorithm - LRA* ») (Sugita & Walker, 2000) et l'approche multi-scénario (« *Multiple Scenario approach - MSA* ») (Bunting, en préparation). La première repose sur une reconstitution directe des paysages en mosaïque. Elle requiert des données polliniques fossiles de plusieurs sites (différentes tailles) pour reconstituer directement la végétation locale autour de petits bassins et apprécier l'hétérogénéité du paysage. La seconde repose sur la simulation, pour une période donnée, de paysages hypothétiques et des spectres polliniques correspondants. L'approche vise à confronter les spectres polliniques simulés

et observés et valider un scénario paysager. Chacune des deux approches est développée brièvement dans les paragraphes suivants.

6.6.1 Algorithme de reconstruction des paysages (LRA)

Dans cette approche, la prochaine étape pour reconstituer les paysages anciens consiste à distinguer les composantes polliniques locales et régionales contenues dans les spectres polliniques des petites tourbières pour lesquelles on envisage la reconstitution (§ 1.2.2). Identifier l'apport pollinique régional, revient à collecter des spectres polliniques de surface dans des grands lacs, dont la superficie est supérieure à 175 ha (Sugita, 1994). Malgré l'abondance des lacs et des tourbières dans le Massif Jurassien, seuls trois lacs présentent une superficie supérieure à 175 ha (Fig.6. 4) : le lac de Chalain (230 ha), le lac de Saint Point (419 ha) et le lac de Joux (865 ha). Outre leur superficie, les lacs doivent satisfaire d'autres critères, dans la limite du possible : 1) présenter une profondeur supérieure à 2m, 2) ne pas être exposés à des flux hydriques importants (peu d'affluents et d'exutoires) pour écarter les problèmes de sédimentation et de re-suspension des particules polliniques et s'assurer du non remaniement des sédiments de surface.

Dans un premier temps, la calibration portera sur des données actuelles pour valider les outils de modélisation et autoriser leur utilisation future sur des données fossiles. Dans ces trois lacs, des échantillons polliniques de surface seront prélevés pour simuler la végétation régionale environnante par le modèle REVEALS (*Regional Estimates of VEgetation Abundance from Large Sites*) (Sugita, in press-b) en intégrant les données de production polliniques produites au cours de cette thèse. La démarche de validation du modèle REVEALS, résumée par la Fig.6. 5, repose sur la confrontation entre la végétation régionale simulée par ce modèle et la végétation régionale actuelle (par exemple carte de végétation Corine Land-Cover - Fig.6. 4). Le modèle REVEALS a été utilisé avec succès pour le sud de la Suède (Hellman, 2005) et devrait être applicable à notre région.

Si les résultats de la simulation sont validés par les données de végétation empiriques, il sera possible d'appliquer le modèle REVEALS aux données polliniques fossiles des grands lacs pour estimer la végétation régionale et l'apport pollinique lointain. L'étape suivante consistera à utiliser ces résultats pour reconstruire la végétation locale à partir des séquences polliniques, de petites tourbières, récemment acquises sur le Parc Jurassien Vaudois (Sjögren, 2005) via le modèle LOVE (*Local VEgetation Estimate*) (Sugita, in press-a). En soustrayant l'apport pollinique régional à la somme pollinique totale pour plusieurs petites tourbières proches, il sera possible d'estimer la végétation locale autour de chacune des tourbières et d'évaluer l'hétérogénéité du paysage pour une fenêtre de temps donnée.

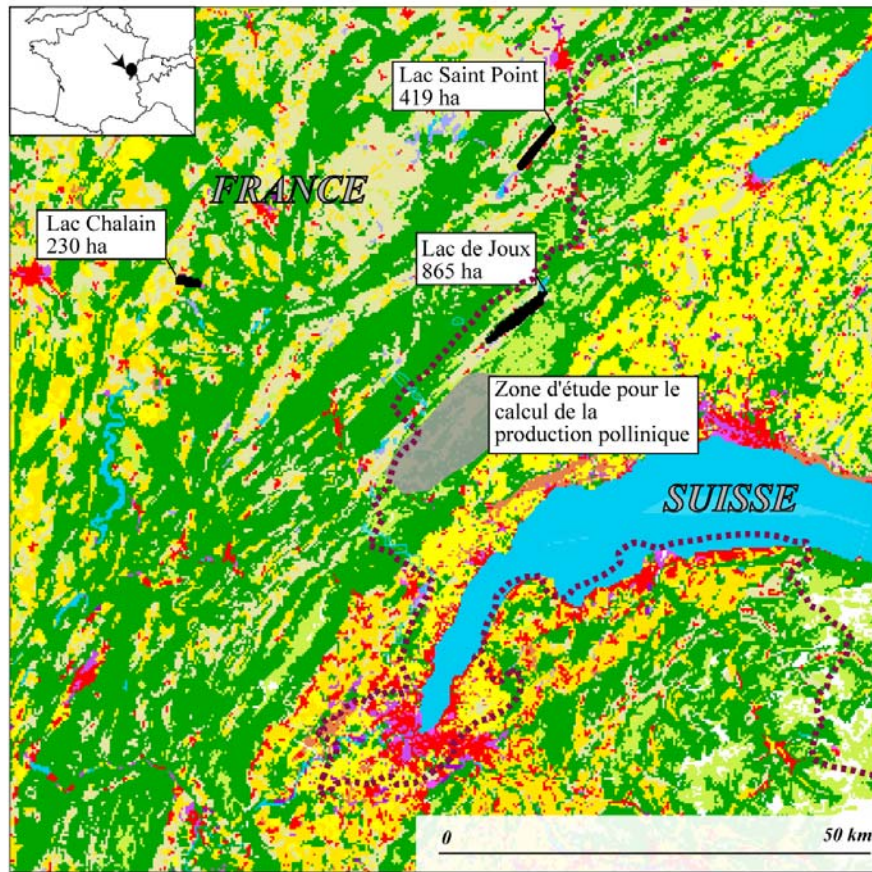


Fig.6. 4 : Localisation des trois grands lacs cibles sur les cartes de végétation Corine Land-Cover (CLC 90).

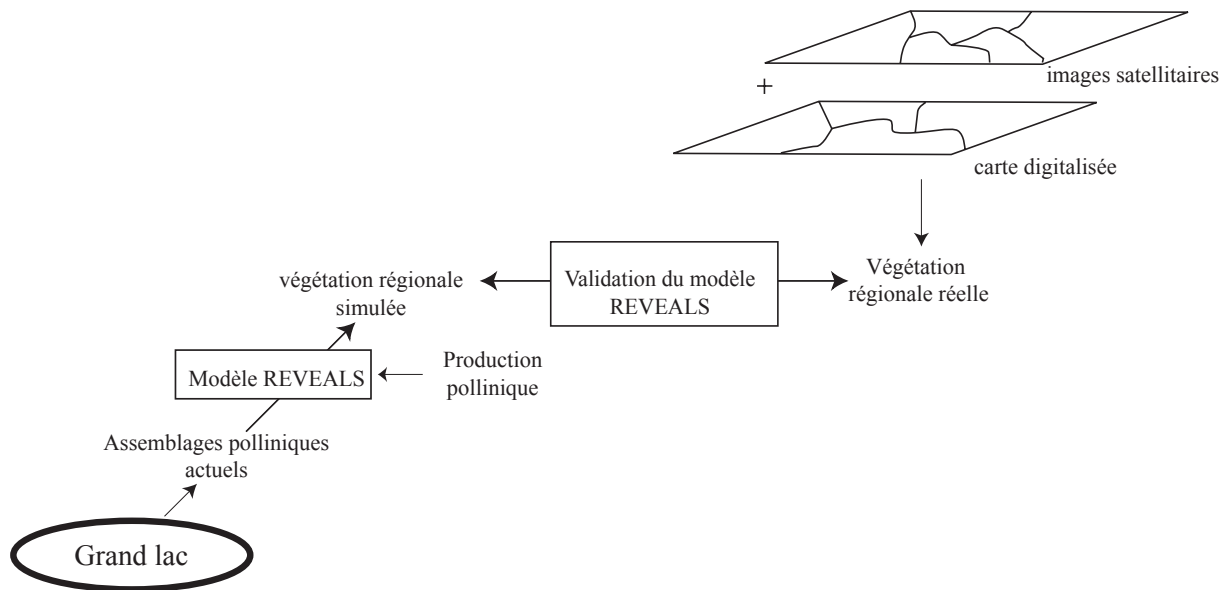


Fig.6. 5. Stratégie de validation du modèle REVEALS (*Regional Estimates of Vegetation Abundance from Large Sites*) pour estimer la végétation régionale à partir d'assemblages polliniques lacustres (grands lacs). Schéma adapté de (Sugita, en préparation)

6.6.2 Approche multi-scénario (MSA)

L'approche multi-scénario fonctionne différemment de l'approche précédente, elle peut être qualifiée d'approche déductive. Elle est actuellement en cours de validation et a été testée avec succès pour la première fois par Fyfe (2006) en Angleterre pour la période du Moyen-Âge.

La procédure de l'approche proposée est décrite par la

Fig.6. 6. Pour une période donnée correspondant à un niveau pollinique fossile, il est possible d'imaginer un paysage en se basant sur les connaissances du palynologue. Comme un assemblage pollinique peut être produit par plusieurs paysages, se distinguant par leur structure et composition de la végétation, plusieurs scénarii de paysages peuvent être émis. Afin de contraindre l'agencement des communautés végétales dans les paysages hypothétiques, d'autres sources de données indépendantes peuvent être intégrées. En effet, la distribution spatiale des communautés de végétation dépend d'une combinaison de facteurs abiotiques (topographie, géologie, pédologie, climat...), biotiques (compétition inter/intra spécifique, migration) et des perturbations (naturelles ou anthropiques, comme l'exploitation du territoire).

Le progiciel HUMPOL (Bunting & Middleton, 2005) requiert trois groupes de paramètres pour tester des scénarii paysagers : structure des communautés végétales définissant le/les paysages simulés, la composition taxonomique de chaque communauté, les productions polliniques et vitesse de chute pour chaque taxon inclus dans les analyses (valeurs estimées lors de cette thèse). A partir des données numériques de terrain (MNT-résolution 25m) disponibles pour notre secteur, la pente, l'exposition et l'altitude peuvent être dérivées. La localisation des communautés végétales dans les scénarii paysagers s'appuiera sur ce groupe d'informations, les connaissances du biotope des communautés retenues (Gallandat *et al.*, 1995, Vittoz, 1998, Kolher, 2004), des cartes historiques disponibles.

Pour chaque scénarii paysager, il est possible de simuler un assemblage pollinique correspondant. La validation de cette approche repose sur la confrontation entre les spectres polliniques simulés pour chaque scénario et le spectre pollinique observé. Il sera possible de sélectionner un ou plusieurs paysages potentiellement à l'origine du spectre pollinique fossile observé et ce pour une période donnée.

La prise en compte de plusieurs séquences polliniques (petites tourbières) proches permettra de restreindre le nombre de paysages possibles. Sur notre secteur, trois séquences espacées de moins d'un kilomètre ont été récemment acquises (Sjögren, 2005, 2006) et répondent parfaitement aux besoins de cette approche.

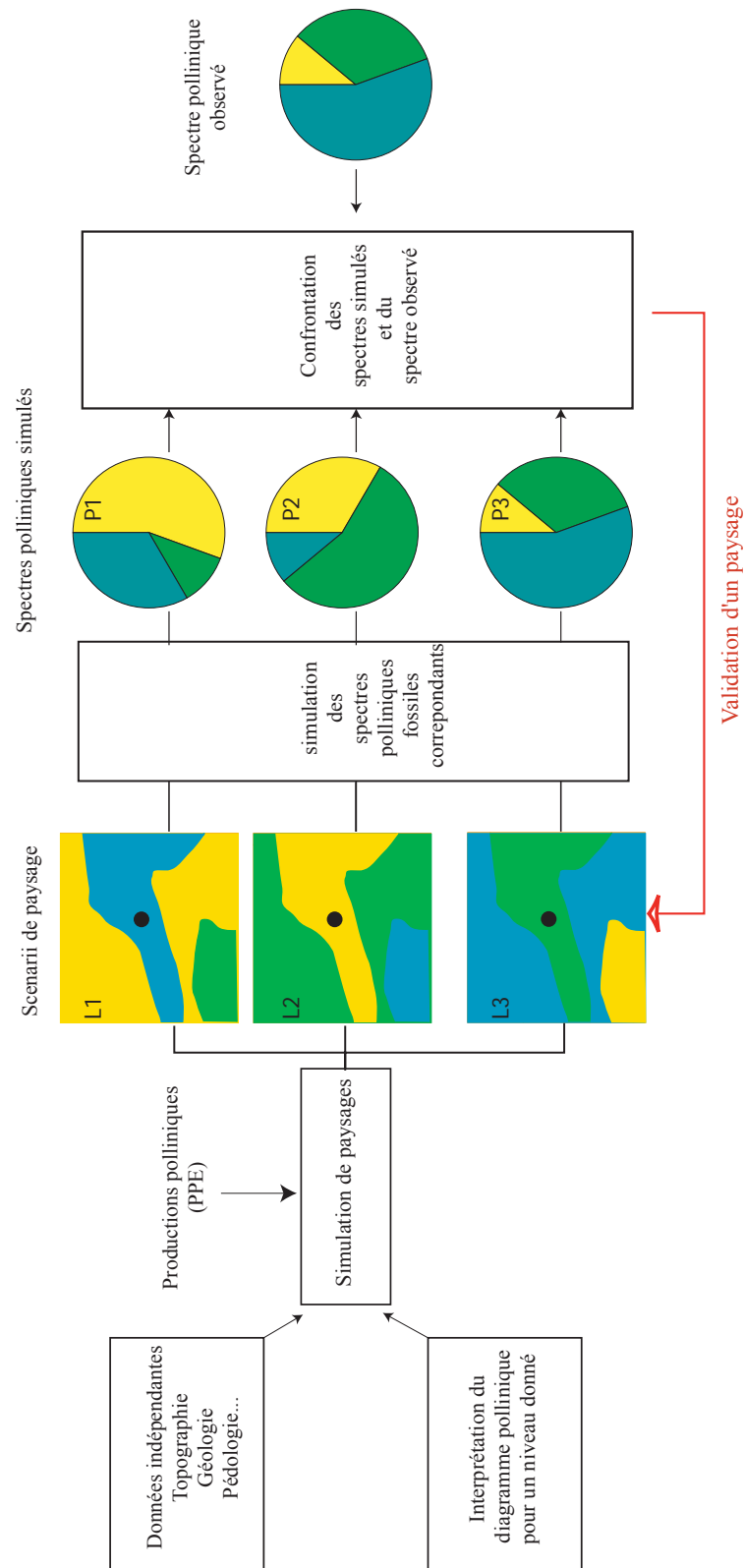


Fig.6. 6 : Procédure de validation des scenarii paysagers par l'approche multi-scénario (schéma adapté de Bunting, (2005))

Conclusion

Ce travail de thèse a permis d'élaborer des modèles de la relation pluie pollinique actuelle, végétation et pratiques pastorales dans deux régions de moyenne montagne : au Pays Basque (Massif d'Iraty) et dans le Jura Suisse (Marchairuz). Chacun de ces deux espaces répondait séparément aux besoins des modèles utilisés pour calibrer le signal pollinique. Les différentes approches développées au cours de cette thèse visent à donner un sens plus pertinent, « concret », à la lecture des données polliniques fossiles. Au-delà de la simple lecture traditionnelle des marqueurs polliniques d'anthropisation (Behre, 1981) et de la conversion des pourcentages de pollen non arboréens en degré d'ouverture, lecture qui comme il a été démontré est remise en cause (Gaillard *et al.*, 1992, Hjelle, 1999b, Sugita *et al.*, 1999, Broström *et al.*, 2005), les approches et les pistes de recherches utilisées dans ce travail proposent de nouvelles alternatives pour une meilleure reconstitution des pratiques et des paysages à partir des données polliniques.

Au Pays Basque, la méthode des analogues actuels, regroupant l'approche comparative, celle des taxons indicateurs et celle des meilleurs analogues, a permis d'améliorer la lecture pollinique des activités pastorales et de reconstruire l'évolution de ces activités au cours des 2000 dernières années autour d'une tourbière de référence. Les analyses multivariées ont permis d'ordonner les analogues actuels et les taxons polliniques suivant des variables explicatives significatives connues (ouverture du milieu, richesse nutritive du sol, intensité de pâture) et de caractériser les pratiques pastorales par un ensemble de taxons polliniques indiquant la présence locale des plantes productrices, plantes directement liées à la présence des troupeaux. De la sorte, l'approche des indicateurs a permis de discriminer les indicateurs polliniques directement liés au pastoralisme, *Asterioideae*, *Cichoriodeae*, *Cirsium*-type, *Galium*-type, *Ranunculaceae*, *Stellaria*-type and *Potentilla*-type, groupés sous le terme d'« indicateurs polliniques locaux du pastoralisme » (« *Local Pastoral Pollen Indicators* » - LPPI) et les taxons transportés sur de longues distances, qui traduisent certes une activité humaine, mais ne renseignent pas directement sur le type d'utilisation du sol à proximité du point de prélèvement pollinique (« *Regional Human Activities Pollen Indicators* » - RHAPI) comme *Artemisia*, *Cerealia ind.*, *Chenopodiaceae*, *Plantago lanceolata*, *Plantago major/media*, *Rumex acetosa/acetosella*, *Rumex obtusifolius*-type, *Rumex sp.*, *Secale* et *Urtica dioica*. La discrimination des composantes polliniques locales et régionales offre la possibilité de fournir une lecture multiéchelle des activités agropastorales, de mieux cerner les rapports société/environnement à l'échelle locale et de différencier, par exemple, l'impact de l'homme de celui du climat ou bien leurs interactions.

La comparaison des assemblages polliniques actuels et fossiles et l'utilisation des indicateurs polliniques locaux du pastoralisme permettent de reconstruire à l'échelle locale les activités pastorales pour les 2000 dernières années dans le secteur du massif d'Iraty. La comparaison offre la possibilité d'apprécier la dynamique de la pression pastorale au cours des deux derniers millénaires et renseigne sur le contexte édaphique, pastoral et d'ouverture du milieu pour les périodes pour lesquelles de bons analogues actuels ont été identifiés. L'utilisation combinée de plusieurs proxy (grain de pollen et microfossiles non polliniques - MNP) révèle des périodes d'asynchronismes et de synchronismes entre le signal local (MNP coprophiles et LPPI) et le signal régional (RHAPI). Ce qui laisse présager, pour certaines périodes (asynchronisme des courbes locales et régionales) une différence dans les modalités d'exploitation pastorale entre le secteur cible de Sourzay et le contexte régional. La confrontation des données paléoenvironnementales avec d'autres disciplines (archéologie pastorale, histoire) fournit une meilleure lecture du fonctionnement des systèmes pastoraux, de leur dynamique et de leur signification pour ce secteur.

Par ailleurs, cette thèse a permis d'estimer les productions polliniques pour un jeu de taxons caractéristiques du paysage jurassien : 4 taxons arboréens (*Abies*, *Acer*, *Fagus* et *Picea*) et 7 taxons herbacés (Cyperaceae, *Plantago media*, *Plantago montana*-type, Poaceae, *Potentilla*-type, Rubiaceae et *Trollius europaeus*). Une méthode d'étude de la végétation spécifique a été mise en place pour permettre de pondérer la distance pollen/plante productrice afin de calibrer le signal pollinique. Pour cette étude, la pondération basée sur les modèles de dispersion et de diffusion pollinique (modèle de Prentice (1985)) et le sous modèle ERV 1 ont fourni le meilleur ajustement de la relation pollen/végétation et permettent d'estimer l'aire source pollinique adéquate (RSAP). Ainsi, la RSAP des mousses pour un paysage « pâturage boisé », paysage semi-ouvert, a été identifiée pour un rayon de 300m. A supposer que les paysages passés et actuels présentent une distribution et une composition de la végétation similaire, la RSAP obtenue laisse présager qu'une reconstitution quantitative des paysages pastoraux est possible pour un rayon de 300m (pour des profils de sol). Cette calibration préliminaire constitue une étape primordiale pour simuler et reconstituer les paysages anciens et offre la possibilité d'appliquer deux approches complémentaires : celle de l'algorithme de reconstruction des paysages (Sugita, in press a, b) et celle de l'approche multi-scénario (Bunting & Middleton, 2005) sur le secteur du Jura Suisse.

La reconstitution des paysages anciens en relation avec les pratiques humaines, permettra à terme d'apporter des éléments de réponses dans plusieurs champs thématiques.

1) **Changements climatiques** : récemment, Ruddiman (2003) a émis l'hypothèse selon laquelle les premières traces de l'influence de l'Homme sur le climat remonteraient à 8000 ans et se traduiraient par une augmentation des concentrations atmosphériques en CH₄ et CO₂. Cette augmentation serait liée à l'action de l'Homme sur la couverture de végétation en modifiant,

notamment au Néolithique avec l'arrivée de l'agriculture, la proportion du ratio espaces ouverts/fermés. Cette hypothèse, à la fois controversée et confirmée par la communauté des climatologues (Claussen *et al.*, 2005, Crucifix *et al.*, 2005, Ruddiman, 2005), ouvre de nouvelles perspectives de recherche auxquelles la reconstitution des paysages passés se propose de participer. Les changements de la couverture forestière, liés ou non à l'action de l'homme, peuvent avoir des effets rétroactifs sur le climat, en modifiant l'albédo, l'évapotranspiration, les flux de carbone... Les cartes de l'évolution de la végétation et de la couverture forestière pour l'Holocène permettront de préciser le rôle de la végétation dans les changements climatiques et de valider les modèles climatiques.

2) **Biodiversité** : Dans un souci actuel de conservation de la biodiversité, il est nécessaire de comprendre les processus à long terme et les dynamiques de végétation à l'origine des paysages que l'on désire actuellement conserver. Vera (2000) a suggéré que les forêts « primitives » d'Europe de l'Ouest jusqu'alors perçues comme des forêts fermées, trouveraient leur analogue actuel dans les pâturages boisés. Ces forêts seraient composées d'une mosaïque de prairies, de bosquets, d'arbres groupés et isolés, et résulteraient de l'action des grands herbivores. Cette nouvelle hypothèse, certes contre versée (Mitchell, 2005, Moore, 2005), implique d'acquérir de nouvelles connaissances sur l'évolution des écosystèmes et des facteurs qui la contrôlent, ce qui permettra de définir des stratégies appropriées pour la restauration et la conservation des habitats. Or, il n'est pas aisé, voire impossible, d'accéder à ces informations dans le long terme et notamment pour des périodes non documentées par des textes. Seules les études paléoenvironnementales, par la reconstitution des paysages anciens, sont en mesure d'apprécier l'effet de la dynamique de végétation sur la biodiversité et la durabilité des milieux. Pour les pâturages boisés jurassiens, l'application des productions polliniques aux données polliniques fossiles récemment acquises (Sjögren, 2005, 2006) permettrait d'apprécier les changements dans la structure et l'agencement de la végétation pour les derniers millénaires. Ces reconstitutions pourraient être confrontées avec d'autres données (Kalwij, 2005) pour des périodes récentes et permettrait de proposer des pistes pour l'aménagement et la conservation des pâturages boisés.

3) **Archéologie spatiale** : de même, les cartes de végétation reconstituées pour des périodes ciblées proposeront une distribution spatiale des différents types d'utilisation du sol (culture, pâturage, forêt de feuillus...) dans un paysage donné et évalueront leur expansion au cours du temps. Ces cartes viendront appuyer ou corriger les hypothèses des archéologues sur la répartition spatiale des activités humaines autour des sites prospectés.

Références bibliographiques

- Andersen S. T. 1970. *The Relative Pollen Productivity and Pollen Representation of North European Trees, and Correction Factors for Tree Pollen Spectra. Determined by Surface Pollen Analyses from Forests*. Kovenhavn: C. A. Reitzels, 96 p. (Geological Survey of Denmark. II Series; 96).
- Arvizu (de) F. 1992. *El conflicto de los Alduides (Pirineo navarro), Gobierno de Navarra*. Pampelune, 427 p.
- Aubert D. 1901. *La flore de la vallée de Joux*. These. Université de Zürich, Zürich, 327-741 p.
- Bal M.-C. 2006. *Constructions et dynamiques des espaces et des terrasses agro-pastorales en zone intermédiaire des Pyrénées du Néolithique à nos jours (Cerdagne, Pays Basque et Pays de Sault). Approche archéoenvironnementale par la pédoanthracologie*. Université de toulouse le Mirail, Toulouse.
- Bégeot C. 2000. *Histoire de la végétation et du climat au Tardiglaciaire et au début de l'Holocène sur le massif jurassien à partir de l'analyse pollinique*. Thèse. Université de Franche-Comté, Besançon, 199 p.
- Behre K.-E. 1988. The role of man in European vegetation history. In: Huntley B. et Webb T., (éds). *Vegetation History*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 633-672.
- Behre K. E. 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et Spores* 23: 225-245.
- Behre K. E., (éd) 1986. *Anthropogenic Indicators in Pollen Diagrams*. Rotterdam: Balkema.
- Berglund B. E. 1969. Vegetation and human influence in South Scandinavia during Prehistoric time. *Oikos suppl.* 12: 9-28.
- Berglund B. E., Persson T., Emanuelsson U. et Persson S. 1986. Pollen/vegetation relationships in grazed and mowed plant communities of South Sweden. In: Behre K.-E., (éd) *Anthropogenic indicators in pollen diagrams*. Rotterdam: Balkema, p. 37-51.
- Berglund B. E. et Ralska-Jasiewiczowa M. 1986. Pollen analysis and pollen diagrams. In: Berglund B. E., (éd) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Chichester-New York-Brisbane-Toronto-Singapore: John Wiley & Sons Ltd, p. 155-484.
- Berglund B. E., (éd) 1991. *The cultural landscape during 6000 years in southern Sweden - the Ystad Project*. Copenhagen: Munksgaard International Booksellers and Publishers. (Ecological Bulletins; 41).
- Beug H.-J. 2004. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiet*. München (D): Pfeil, 542 p.

- Blackford J. J. et Innes J. B. in press. Linking current environments and processes to fungal spore assemblages: Surface NPM data from woodland environments. *Review of Palaeobotany and Palynology* In Press, Corrected Proof.
- Blackford J. J., Innes J. B., Hatton J. J. et Caseldine C. J. in press. Mid-Holocene environmental change at Black Ridge Brook, Dartmoor, SW England: A new appraisal based on fungal spore analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* In Press, Corrected Proof.
- Bloesch B. et Calame F. 1994. L'air du temps. In: Capt G., Jean-Petit-Matile O. et Reymond J., (éds). *Le Parc jurassien vaudois*. Lausanne: 24 heures, p. 35-45.
- Blot J. 1995. Contribution à l'étude des cercles de pierres en Pays Basque de France. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 92 (4): 525-548.
- Boyd W. E. 1986. The role of mosses in modern pollen analysis: the influence of moss morphology on pollen entrapment. *Pollen et Spores* XXVIII: 243-256.
- Bradshaw R. et Webb III T. 1985. Relationships between contemporary pollen and vegetation data from Wisconsin and Michigan, USA. *Ecology* 66: 721-737.
- Bradshaw R. H. W. 1981. Modern pollen representation factors for woods in South-West England. *Journal of Ecology* 69: 45-70.
- Braun-Blanquet J. 1948. *La végétation alpine des Pyrénées Orientales. Etude de phytosociologie comparée*. Barcelona: Monografia de la Estacion de Estudios Pirenaicos, 306 p.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, 3ème edition. Wien-New-York: Springer, 865 p.
- Brocas D. et Legaz A. 2005. La montagne basque: sources et ressources. Les pâturages et les bois dans les Pyrénées occidentales (XIe-XIXe s)", Les ressources naturelles des Pyrénées du Moyen Age à l'époque moderne. Exploitation, gestion et appropriation. In: *Congrès international RESOPYR*: Presses Universitaires de Perpignan.
- Broström A., Gaillard M.-J., Ihse M. et Odgaard B. 1998. Pollen-landscape relationships in modern analogues of ancient cultural landscapes in southern Sweden - a first step towards quantification of vegetation openness in the past. *Vegetation History and Archaeobotany* 7: 189-201.
- Broström A. 2002. *Estimating source area of pollen productivity in the cultural landscapes of southern Sweden - developing a palynological tool for quantifying past land cover*. Thèse. Lund University, Lund, 116 p.
- Broström A., Sugita S. et Gaillard M.-J. 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene* 14 (3): 368-381.
- Broström A., Sugita S., Gaillard M.-J. et Pilesjö P. 2005. Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene* 15 (2): 252-262.
- Broström A., Binney H., Bunting M. J., Calcote R., Duffin K., M.-J. G., Hagberg M., Hjelle K. L., Hätterstrand M., Mazier F., Meltsov V., Nielsen A. B., Poska A., Rasanen S., Soepboer W., von Stedingk H., Sasaki N. et Sugita S. in prep. Pollen productivity estimates – the key to landscape reconstructions.

- Bunting M. J. 2003. Pollen-vegetation relationships in non-arboreal moorland taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 125 (3-4): 285-298.
- Bunting M. J., Gaillard M.-J., Sugita S., Middleton R. et Broström A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene* 14 (5): 651-660.
- Bunting M. J. 2005. HUMPOL: Software for modelling pollen dispersal and deposition. in *HITE-POLLANDCAL Conference*.
- Bunting M. J., Armitage R., Binney H. A. et Waller M. 2005. Estimates of 'relative pollen productivity' and 'relevant source area of pollen' for major tree taxa in two Norfolk (UK) woodlands. *The Holocene* 15 (3): 459-465.
- Bunting M. J. et Middleton D. 2005. Modelling pollen dispersal and deposition using HUMPOL software, including simulating windroses and irregular lakes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 134 (3-4): 185.
- Bunting M. J. en préparation. Laser doppler anemometry measurement of pollen grain and spore settling velocities. in prep.
- Buurman J., van Geel B. et van Reenen G. B. A. 1995. Palaeoecological investigations of a Late Bronze Age watering-place at Bovenkarspel, the Netherlands. In: Herngreen G. F. W. et van Der Valk L., (éds). *Neogene and Quaternary geology of North-West Europe*. Dienst: Meded. Rijks. Geol., p. 249-270.
- Calcote R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. *Journal of Ecology* 83: 591-602.
- Canals R. M. et Sebastia M. T. 2002. Heathland dynamics in biotically disturbed areas: on the role of some features enhancing heath success. *Acta Oecologica* 23: 303-312.
- Caseldine C. 1981. Surface pollen studies accross Bankhead Moss, Fife, Scotland. *Journal of Biogeography* 8: 7-25.
- Casgrain P. et Legendre P. 2001. *The R Package fo multivariate and Spatial Analysis version 4.0 (development release 6) User's manual*. Montréal: Université de Montréal, 134 p.
- Chamberlain A. C. 1975. The movement of particules in plant communities. In: Monteith J. L., (éd) *Vegetation and atmosphere. Volume 1. Principles*. London-New York-San Francisco: Academic Press, p. 155-203.
- Cheddadi R., Mamakowa K., Guiot J., de Beaulieu J.-L., Reille M., Andrieu V., Granoszewski W. et Peyron O. 1998. Was the climate of the Eemian stable? A quantitative climate reconstruction from seven European pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143 (1-3): 73-85.
- Claussen M., Brovkin V., Calov R., Ganopolski A. et Kubatzki C. 2005. Did humankind prevent a holocene glaciation? Comment on Ruddiman's hypothesis of a pre-historic anthropocene. *Climatic Change* 69: 409-417.
- Court-Picon M., Buttler A. et de Beaulieu J.-L. 2005. Modern pollen-vegetation relationships in the Champsaur valley (French Alps) and their potential in the interpretation of fossil pollen records of past cultural landscapes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 135 (1-2): 13-39.

- Court-Picon M., Buttler A. et de Beaulieu J.-L. 2006. Modern pollen/vegetation/land-use relationships in mountain environments: an example from the Champsaur valley (French Alps). *Vegetation History and Archaeobotany* 15 (3): 151.
- Crowder A. A. et Cuddy D. G. 1973. Pollen in a small river basin: wilton Creek, Ontario. *In*: Birks H. J. et West R. G., (éds). *Quaternary Plant Ecology*. Oxford: Blackwell, p. 61-77.
- Crucifix M., Loutre M. F. et Berger A. 2005. Commentary on "the anthropogenic greenhouse era began thousands of years ago". *Climatic Change* 69: 419-426.
- Cugny C. 2004. *Entre référentiel actuel et reconstitution paléoenvironnementale: une nouvelle approche appliquée à la reconstitution paléoenvironnementale du massif d'Iraty*. Mémoire de Master II. Université de Toulouse II, Toulouse.
- Cundill P. R. 1991. Comparisons of moss polster and pollen trap data: a pilot study. *Grana* 30: 301-308.
- Davies A. L. et Tipping R. 2004. Sensing small-scale human activity in the palaeoecological record: fine spatial resolution pollen analyses from Glen Affric, northern Scotland. *The Holocene* 14 (2): 233-245.
- Davis M. B. 1963. On the theory of pollen analysis. *American Journal of Science* 261: 897-912.
- Davis M. B., Brubaker L. B. et Webb III T. 1973. Calibration of pollen influx. *In*: Birks H. J. B. et West R. G., (éds). *Quaternary Plant Ecology*: Blackwell, Oxford, p. 9-25.
- Davis O. K. 1984. Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a Great Basin (USA) mountain range. *Review of Palaeobotany and Palynology* 40: 295-315.
- Davis O. K. 1987. Spores of the dung fungus *Sporormiella*: increased abundance in historic sediments and before Pleistocene Megafaunal Extinction. *Quaternary Research* 28: 290-294.
- Davis O. K. et Shafer D. S. 2006. *Sporormiella* fungal spores, a palynological means of detecting herbivore density. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237 (1): 40-50.
- Davis O. K. et Shafer D. S. in press. *Sporormiella* fungal spores, a palynological means of detecting herbivore density.
- De Foucault B. 1986. *La phytosociologie sigmatiste: une morpho-physique*. Thèse, Lille, 147 p.
- Di-Giovanni F., Kevan P. G. et Nasr M. E. 1995. The variability in settling velocities of some pollen and spores. *Grana* 34: 39-44.
- Durham O. C. 1946. The volumetric incidence of atmospheric allergens. III. Rate of fall of pollen grains in still air. *Journal of Allergy*: 70-78.
- Eisenhut G. 1961. Untersuchung über die Morphologie und Ökologie den Pollenkörner. *Forstwissenschaftliche Forschungen*: 4-68.
- Ellis M. B. et Ellis J. P. 1998. Microfungi on miscellaneous substrates. New enlarged edition.
- Fægri K. et Iversen J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*, 4th ed edition. Chichester, 328 p. (4th ed Wiley).
- Fagerlind F. 1952. The real significance of pollen diagrams. *Botaniska notiser* 105: 185-224.

- Fortun L. J. 1994. *Leire, un señorío monástico en navarra (siglos IX-XIX)*, Gobierno de Navarra. Pampelune, 926 p.
- Fyfe R. 2006. GIS and the application of a model of pollen deposition and dispersal: a new approach to testing landscape hypotheses using the POLLANDCAL models. *Journal of Archaeological Science* 33 (4): 483-493.
- Gaillard M.-J. 1984. *Etude palynologique de l'évolution Tardi- et Postglaciaire de la végétation du Moyen-Pays romand (Suisse)*. Thèse. J. Cramer, Vaduz, 322 p.
- Gaillard M.-J., Birks H. J. B., Emanuelsson U. et Berglund B. E. 1992. Modern pollen/land-use relationships as an aid in the reconstruction of past land-uses and cultural landscapes: an example from south Sweden. *Vegetation History and Archaeobotany* 1: 3-17.
- Gaillard M.-J., Birks H. J. B., Emanuelsson U., Karlsson S., Lageras P. et Olausson D. 1994. Application of modern pollen/land-use relationships to the interpretation of pollen diagrams - reconstructions of land-use history in south Sweden, 3000-0 BP. *Review of Palaeobotany and Palynology* 82: 47-73.
- Gallandat J.-D., Gillet F., Havlicek E. et Perrenoud A. 1995. *Typologie et systématique phytocéologique des pâturages boisés du Jura suisse*. Institut de botanique, Université de Neuchâtel, 494 p.
- Galop D. 1998. *La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée. Contribution palynologique*. Toulouse: GEODE - Laboratoire d'écologie terrestre - Framespa, 285 p. (Méridienne).
- Galop D. 2000. Les apports de la palynologie à l'histoire rurale: la longue durée des activités agropastorales pyrénéennes. *Etudes rurales* (153-154): 127-138.
- Galop D. et Rendu C. 2001. *Paléoenvironnement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques par une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel*. Rapport/projet CNRS, 23 p.
- Galop D. et alii. 2002. *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne basque*. UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, Besançon, 184 p.
- Galop D., Mazier F., Lopez-Saez J.-A. et Vannière B. 2003. Palynologie et histoire des activités humaines en milieu montagnard. Bilan provisoire des recherches et nouvelles orientations méthodologiques sur le versant nord des Pyrénées. *Archéologie du midi médiéval* 21: 159-170.
- Galop D., Rendu C., Barcet H., Buttler A., Campmajo P., Cugny C., Gauthier E., Legaz A., Lopez-Saez J.-A., Mazier F., Métaillé J.-P., Dominique S. et Vannière B. 2004. *Paléoenvironnement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel*. Besançon: UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, 70 p. (Projet Collectif de Recherche).
- Gauthier E. 2004. *Evolution de l'impact anthropique sur la végétation du massif jurassien au cours des quatre derniers millénaires. Nouvelles données palynologiques*. Besançon: Presses Universitaires de Franche-Comté, 197 p. (Annales Littéraires de l'Université de Franche-Comté; 765, série "Environnement, sociétés et archéologie; 6).

- Gillet F. 1986. *Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse. Université de Besançon, Besançon, 604 p.
- Gillet F., De Foucault B. et Julve P. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts. *Candollea* 46: 315-340.
- Gillet F. 1994. *La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Université de Neuchâtel, Instituts de Botanique, Neuchâtel, 68 p.
- Gillet F. et Gallandat J.-D. 1996. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science* 7: 13-18.
- Gillet F. 2000. *La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Université de Neuchâtel, Instituts de Botanique, Neuchâtel, 68 p.
- Gillet F., Besson O. et Gobat J.-M. 2002. PATUMOD: a compartment model of vegetation dynamics in wooded pastures. *Ecological Modelling* 147 (3): 267-290.
- Gillet F. 2004. *Guide d'utilisation de Phytobase 7, base de données phytosociologiques*. Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Neuchâtel, 35 p.
- Gobat J.-M., Duckert O. et Gallandat J.-D. 1989. Quelques relations "microtopographie-sols-végétation" dans les pelouses pseudo-alpines du Jura suisse: exemples d'un système naturel et d'un système anthropisé. *Bulletin de la société Neuchâteloise des Sciences naturelles* 112: 5-17.
- Goyhenetche M. 1998. *Histoire générale du Pays basque. Préhistoire-Epoque romaine-Moyen-Âge*. Donostia, 492 p.
- Gregory P. H. 1973. *The microbiology of the atmosphere*. S.I: Leornard Hill, XXII-377 p. (A Plant science monograph).
- Groenman-van Waateringe W. 1993. The effect of grazing on the pollen production of grasses. *Vegetation History and Archaeobotany* 2: 157-162.
- Guiot J., De Baulieu J.-L., Pons A. et Reille M. 1989. A 140,000-year climatic reconstruction from two European pollen records. *Nature* 338: 309-313.
- Guiot J. 1990. Methodology of the last climatic cycle reconstruction from pollen data. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 80: 49-69.
- Guiot J. et Goeury C. 1996. PPPbase, a software for statistical analysis of paleoecological data. *Dendrochronologia* 14: 295-300.
- Hausmann S., Lotter A. F., van Leeuwen J. F. N., Ohlendorf C., Lemcke G., Grönlund E. et M. S. 2002. Interactions of climate and land use documented in the varved sediments of Seebergsee in the Swiss Alps. *The Holocene* 12 (3): 279-289.
- Heim J. 1970. *Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en europe occidentale*. Thèse. Université de Louvain, Louvain, 179 p.
- Hellman S. 2005. Quantitative reconstruction of past cultural landscapes in southern Sweden, 3000-0 BP using empirical data, models and simulations. In: Bergbäck B. et Månsson N., (éds). *Environmental Science Section bulletin*. Kalmar University, p. 45-82.

- Hicks S. 1988. The representation of different farming practices in pollen diagrams from northern Finland. In: Birks H. H., Birks H. J. B., Kaland P. et Dagfinn M., (éds). *The Cultural landscape - Past, Present and Future*: Cambridge University Press, Cambridge, p. 189-207.
- Hicks S. 1992. Modern pollen deposition and its use in interpreting the occupation history of the island Hailuoto, Finland. *Vegetation History and Archaeobotany* 1: 75-86.
- Hicks S. et Birks H. J. B. 1996. Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas. *Vegetation History and Archaeobotany* 5: 257-272.
- Hicks S. 2001. The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117: 1-29.
- Hicks S., Tinsley H., Huusko A., Jensen C., Hattestrand M., Gerasimides A. et Kvavadze E. 2001. Some comments on spatial variation in arboreal pollen deposition: first records from the Pollen Monitoring Programme (PMP). *Review of Palaeobotany and Palynology* 117 (1-3): 183-194.
- Hjelle K. L. 1997. Relationships between pollen and plants in human-influenced vegetation types using presence-absence data in Western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99 (1): 1-16.
- Hjelle K. L. 1998. Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in Western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany* 7 (2): 79-96.
- Hjelle K. L. 1999a. Modern pollen assemblages from mown and grazed vegetation types in western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107: 55-81.
- Hjelle K. L. 1999b. Use of modern pollen samples and estimated pollen representation factors as aids in the interpretation of cultural activity in local pollen diagrams. *Norwegian Archaeological Review* 32 (1): 19-39.
- Innes J. B. et Blackford J. J. 2003. The ecology of Late Mesolithic Woodland Disturbances: Model testing with fungal spore assemblage data. *Journal of Archaeological Science* 30: 185-194.
- Jackson S. T. 1990. Pollen source area and representation in small lakes of Northeastern United States. *Review of Palaeobotany and Palynology* 63: 53-76.
- Jackson S. T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. In: *Sedimentation of Organics Particles*: Cambridge University Press, p. 253-286.
- Jackson S. T. et Smith S. J. 1994. Pollen dispersal and representation on an isolated, forested plateau. *New Phytologist* 128 (1): 181-193.
- Jackson S. T. et Kearsley J. B. 1998. Quantitative representation of local forest composition in forest-floor pollen assemblages. *Journal of Ecology* 86: 474-490.
- Jackson S. T. et Lyford M. E. 1999. Pollen dispersal models in quaternary plant ecology: assumptions, parameters, and prescriptions. *The Botanical Review* 65 (1): 39-75.

- Jacobson G. L. et Bradshaw R. H. W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16: 80-96.
- Jalut G. 1991. Le pollen, traducteur du paysage agricole. In: Guilaine J., (éd) *Pour une archéologie agricole*. Paris: Armand Collin, p. 345-368.
- Janssen C. R. 1967. A comparison between the recent regional pollen rain and the sub-recent vegetation in four major vegetation types in Minnesota (U.S.A.). *Review of Paleobotany and Palynology* 2: 331-342.
- Julve P. 1986. Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. In: *Végétation et géomorphologie*. Bailleul 1985, p. 65-84. (Colloques phytosociologiques; 13).
- Kalwij J. 2005. *Selecting and testing indicators of forest history and sylvopastoral landscape dynamics*. Thèse. Université de Berne, Berne, 155 p.
- Kolher F. 2004. *Influence of grazing, dunging and trampling on short-term dynamics of grasslands in mountain wooded pastures*. Thèse. Université de Neuchâtel, Neuchâtel, 184 p.
- Lance J. et Williams W. 1967. A general theory of classification sorting strategies. *Computer Journal* 9: 51-60.
- Lauber K. et Wagner G. 2000. *Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse*, 1ère (en français) édition. Berne-Stuttgart-Vienne: Haupt, 1616 p.
- Legaz A. 2005. *Système pastoraux et société en Basse-Navarre du XIII^e au XVIII^e siècle: construction et transitions*. Thèse. Université de Toulouse 2, Toulouse, 373 p.
- Leps J. et Smilauer P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*: Cambridge University Press, 282 p.
- Livingstone D. A. 1968. Some interstadial and postglacial pollen diagrams from eastern Canada. *Ecological Monographs* 38: 87-125.
- Lundqvist N. 1972. Nordic Sordariaceae s. lat. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 20 (1): 1-374.
- Lytle D. E. et Wahl E. R. 2005. Palaeoenvironmental reconstructions using the modern analogue technique: the effects of sample size and decision rules. *The Holocene* 15 (4): 554-566.
- MacDonald A. J., Kirkpatrick A. H., Hester A. J. et Sydes C. 1995. Regeneration by natural layering of heather (*Calluna vulgaris*): frequency and characteristics in upland Britain. *Journal of Applied Ecology* 32: 85-99.
- Marembert F. 2000. *La grotte de Mikelauen-Ziloua*. Ministère de la culture – CNRS, 71-81 p.
- Mazier F. 2001. *Validation des signatures polliniques du pastoralisme en moyenne montagne pyrénéenne. Etude des relations végétation/pluie pollinique actuelle et pratiques pastorales*. Mémoire de Master II. Université de Franche-Comté. Ecole doctorale homme, environnement, santé, Besançon, 34 p.
- Mazier F., Galop D., Brun C. et Buttler A. 2006. Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the western Pyrenees, France: a numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes. *The Holocene* 16 (1): 91-103.

- Métailié J.-P. 1981. *Le feu pastoral dans les Pyrénées centrales (Barousse, Oueil, Larboust)*. Thèse. CNRS, Paris, 195 p.
- Métailié J.-P. et Le Caro P. 2000. *Les lisières pâturées. Premiers éléments pour une analyse des dynamiques sylvo-pastorales dans les pâturages du massif d'Iraty*. Ministère de la culture – CNRS, 7-13 p.
- Middleton R. et Bunting M. J. 2004. Mosaic v1.1: landscape scenario creation software for simulation of pollen dispersal and deposition. *Review of Palaeobotany and Palynology* 132: 61-66.
- Mighall T. M., Martinez Cortizas A., Biester H. et Turner S. E. in press. Proxy climate and vegetation changes during the last five millennia in NW Iberia: Pollen and non-pollen palynomorph data from two ombrotrophic peat bogs in the North Western Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* In Press, Corrected Proof.
- Miranda G. 1993. *Roncesvalles. Trayectoria patrimonial (siglos XII-XIX)*, Gobierno de Navarra. Pampelune, 297 p.
- Miras Y. 2004. *L'analyse pollinique du plateau de Millevaches (Massif central, France) et de sites périphériques limousins et auvergnats: Approche des paléoenvironnements, des systèmes agro-pastoraux et évolution des territoires ruraux*. Université de Franche-Comté, Besançon, 299 p.
- Mitchell E. A. D., van der Knaap W. O., van Leeuwen J. F. N., Buttler A., Warner B. G. et Gobat J.-M. 2001. The postglacial palaeoecological history of the Praz-Robet bog (Swiss Jura) based on pollen, plant macrofossils and testate amoebae (Protozoa). *The Holocene* 11 (1): 65-80.
- Mitchell F. J. G. 2005. How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology* 93: 168-177.
- Moore P. D., Webb J. A. et Collinson M. E. 1991. *Pollen Analysis*, 2nd edition. Oxford-London-Edinburgh-Malden-Victoria-Paris: Blackwell Science, 216 p.
- Moore P. D. 2005. Down to the woods yesterday. *Nature* 433: 588-589.
- Mougin V. 2002. *Forêt et métallurgie en Pays basque nord. Analyses anthracologique et dendrochronologique des charbonnières du massif d'Iraty*. Mémoire de Master. Université de Franche-Comté, Besançon, 114 p.
- Mulder C. et Janssen C. R. 1998. Application of Chernobyl caesium-137 fallout and naturally occurring lead-210 for standardization of time in moss samples: recent pollen-flora relationships in the Allgauer Alpen, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology* 103 (1-2): 23-40.
- Mulder C. et Janssen C. R. 1999. Occurrence of pollen and spore in relation to present-day vegetation in a Dutch heathland area. *Journal of Vegetation Science* 10: 87-100.
- Nielsen A. B. 2003. *Pollen based quantitative estimation of land cover. Relationships between pollen sedimentation in lakes and land cover as seen on historical maps in Denmark AD 1800*. Thesis. University of Copenhagen, Copenhagen, 137 p.
- Nielsen A. B. 2004. Modelling pollen sedimentation in Danish lakes at C. AD 1800: an attempt to validate the POLLSCAPE model. *Journal of Biogeography* 31: 1693-1709.

- Nielsen A. B. et Odgaard B. V. 2005. Reconstructing land cover from pollen assemblages from small lakes in Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology* 133 (1-2): 1.
- Nielsen A. B. et Sugita S. 2005. Estimating relevant source area of pollen for small Danish lakes around AD 1800. *The Holocene* 15 (7): 1006-1020.
- Oeggl K. 1994. The palynological record of human impact on highland zone ecosystems. In: Biagi P. et Nandris J., (éds). *Highland zone exploitation in Southern Europe*, p. 107-122. (Monografie di "Natura Bresciana"; 20).
- Olf H. et Ritchie M. E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (7): 261-265.
- Overpeck J. T., Webb I. T. et Prentice I. C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* 23 (1): 87.
- Parsons R. W. et Prentice C. I. 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen—vegetation relationship. *Review of Palaeobotany and Palynology* 32: 127-152.
- Peyron O. et de Vernal A. 2001. Application of artificial neural networks (ANN) to high-latitude dinocyst assemblages for the reconstruction of past sea-surface conditions in Arctic and sub-Arctic seas. *Journal of Quaternary Science* 16 (7): 699-709.
- Peyron O., Bégeot C., Brewer S., Magny M., Millet L., Ruffaldi P., Van Campo E. et Yu G. 2005. Late-Glacial climatic changes in Eastern France (Lake Lautrey) from pollen, lake-levels, and chironomids. *Quaternary Research* 64: 197-211.
- Prentice C. I. 1980. Multidimensional scaling as a research tool in Quaternary palynology: a review of theory and methods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31: 71-104.
- Prentice C. I. et Parsons R. W. 1983. Maximum Likelihood Linear Calibration of Pollen Spectra in terms of Forest Composition. *Biometrics* 39: 1051-1057.
- Prentice C. I. 1986. Forest-composition calibration of pollen data. In: Berglund B. E., (éd) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Chichester: Wiley, John Sons.
- Prentice C. I. et Webb III T. 1986. Pollen percentages, tree abundances and the Fagerlind effect. *Journal of Quaternary Science* 1 (1): 35-43.
- Prentice C. I., Berglund B. E. et Olsson T. 1987. Quantitative forest-composition sensing characteristics of pollen samples from Swedish lakes. *Boreas* 16: 43-54.
- Prentice I. C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: Toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23 (1): 76-86.
- Prentice I. C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In: Huntley B. et Webb III T., (éds). *Vegetation history*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 17-42.
- Punt W., Blackmoire S., Clarke G. S. C. et Hoen P. P. 1976-95. *The Northwest European Pollen Flora*. Amsterdam-Oxford-New York: Elsevier, 7 vol.
- Ralska-Jasiewiczowa M. et van Geel B. 1992. Early Human disturbance of natural environment recorded in annually laminated sediments of Lake Gosciaz, central Poland. *Vegetation History and Archaeobotany* 1: 33-42.

- Räsänen S. 2001. Tracing and interpreting fine-scale human impact in northern Fennoscandia with the aid of modern pollen analogues. *Vegetation History and Archaeobotany* 10: 211-218.
- Räsänen S., Hicks S. et Odgaard B. V. 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology* 129 (1-2): 103-116.
- Reille M. 1992-98. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Marseille: Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, 3 vol.
- Rendu C. 2003. *La montagne d'Enveig. Une estive pyrénéenne dans la longue durée*. Perpignan, 606 p.
- Rendu C., Campmajo P. et Sordoillet D. 2004. Qualifier les sites: archéologie et micromorphologie. In: Galop D., Rendu C., Barcet H., Buttler A., Campmajo P., Cugny C., Gauthier E., Legaz A., Lopez-Saez J.-A., Mazier F., Métaillé J.-P., Dominique S. et Vannière B., (éds). *Paléoenvironnement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel*. Besançon: UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, p. 36-39.
- Richard H. 1983. *Nouvelles contributions à l'histoire de la végétation franc-comtoise tardiglaciaire et holocène à partir des données de la palynologie*. Thèse. Université de Franche-Comté, Besançon, 155 p.
- Richard H. 2002. Introduction. In: Richard H. et Vignot A., (éds). *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes depuis 20 000 ans Europe de l'Ouest*. Besançon: Presses Universitaires Franche-Comtoises, p. 9-13. (Collection Annales Littéraires; 730. Série "Environnement, sociétés et archéologie"; 3).
- Rochat A. 1995. *La commune du Lieu, ses églises, ses cloches et ses forêts*. Les Charbonnières: Le pèlerin, 95 p. (Collection "Etudes et documents").
- Ruddiman W. F. 2003. The Anthropogenic Greenhouse Era Began Thousands of Years Ago. *Climatic Change* 61: 261-293.
- Ruddiman W. F. 2005. The early anthropogenic hypothesis a year later. *Climatic Change* 69: 427-434.
- Ruffaldi P. 1993. *Histoire de la végétation du Jura méridional depuis le retrait du glacier würmien à partir des analyses palynologiques du lac de Cerin*. Thèse. Université de Franche-Comté, Besançon, 254 p.
- Schoellammer P. 1997. *Recherche des signatures paléoclimatiques dans les remplissages lacustres fini- et postwürmiens du Locle (Neuchâtel, Suisse) et d'Ilay (Jura, France) à partir des analyses palynologiques, minéralogiques et géochimiques*. Thèse. Université de Neuchâtel/Université de Franche-Comté, Neuchâtel/Besançon, 346 p.
- Schweitzer P. N. 1994. *ANALOG: A program for estimating paleoclimate parameters using the method of modern analogs*. U.G. Geological Survey Open-file Report 94-645. U.G. Geological Survey Reston V.A., 94-645 p.
- Siegel A. F. 1988. *Statistic and Data analysis: An introduction*. New York: John Wiley et Sons, 523 p.
- Sjögren P. 2005. *Palaeoecological investigations of pasture woodland in Combe des Amburnex, Swiss Jura Mountains*. Thèse. Institut für Pflanzenwissenschaften, Bern, 85 p.

- Sjögren P. 2006. The development of pasture woodland in the southwest Swiss Jura Mountains over 2000 years, based on three adjacent peat profiles. *The Holocene* 16: 210-223.
- Sjögren P., Van Leeuwen J. F. N., Van der Knaap W. O. et Van der Borg K. 2006. The effect of climate variability on pollen productivity, AD 1975–2000, recorded in a Sphagnum peat hummock. *The Holocene* 16: 277-286.
- Sjögren P., Van der Knaap W. O., Kaplan J., Van Leeuwen J. F. N. et Amman B. in progress. Pollen productivity estimates for common taxa in the Upper Engadine Valley, southeastern Switzerland. *The Holocene*.
- Smit C., Den Ouden J. et Müller-Schärer H. 2006. Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology* 43 (2): 305-312.
- Soepboer W., Sugita S., Lotter A. F., Van Leeuwen J. F. N. et van der Knaap W. O. accepted. Pollen productivity estimates for quantitative reconstruction of vegetation cover on the Swiss Plateau. *The Holocene*.
- Stuiver M., Reimer P.J. et R. R. 2005. CALIB 5.0 (Computer program and documentation).
- Sugita S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research* 39: 239-244.
- Sugita S. 1994. Pollen representation of vegetation in quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881-897.
- Sugita S. 1998. Modelling pollen representation of vegetation. In: Gaillard M.-J. et Berglund B. E., (éds). *Quantification of land surfaces cleared of forest during the Holocene - Modern pollen/vegetation/landscape relationship as an aid to the interpretation of fossil pollen data*. Stuttgart: Fischer, p. 1-16. (ESF Project; 18. Palaeoclimate Research; 27).
- Sugita S., Andersen S. T., M.-J. G., Mateus J., Odgaard B., Prentice C. I. et Vorren K.-D. 1998. Modelling and data analysis for the quantification of forest clearance signals in pollen records. In: Gaillard M.-J. et Berglund B. E., (éds). *Quantification of land surfaces cleared of forest during the Holocene - Modern pollen/vegetation/landscape relationship as an aid to the interpretation of fossil pollen data*. Stuttgart: Fischer, p. 125-132. (ESF Project; 18. Palaeoclimate Research; 27).
- Sugita S., Gaillard M.-J. et Broström A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene* 9: 409-421.
- Sugita S. et Walker K. 2000. Landscape Reconstruction Algorithm for estimating vegetation changes from pollen records: A case study in the Upper Great Lakes region using modern and presettlement pollen-vegetation data sets. In: *AGU Fall meeting*. San Francisco.
- Sugita S. en préparation. Theory of quantitative reconstruction of vegetation. I. Pollen from large lakes reveals regional vegetation. *The Holocene*.
- Sugita S. in press-a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation. II. All you need is LOVE. *The Holocene*.
- Sugita S. in press-b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation. I. Pollen from large lakes reveals regional vegetation. *The Holocene*.

- Sutton O. G. 1953. *Micrometeorology*. New York: McGraw-Hill.
- Tauber H. 1965. *Differential pollen dispersion and interpretation of pollen diagrams. With a contribution to the interpretation of the elm fall*: C. A. Reitzels Forlag, 7-69 p. (Geological Survey of Denmark. II Series).
- Ter Braak C. J. F. et Prentice C. I. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-317.
- Ter Braak C. J. F. et Smilauer P. 1998. *CANOCO Reference Manual. User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Wageningen: Centre for Biometry Wageningen, 352 p.
- Tinsley H. 2001. Modern pollen deposition in traps on a transect across an anthropogenic tree-line on Exmoor, southwest England: a note summarising the first three years of data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117 (1-3): 153-158.
- Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Valentine D. H., Walters S. M. et Webb D. A. 1964-1980. *Flora Europaea*. Cambridge, London, New York, Melbourne: Cambridge University Press, 5 vol.
- van der Knaap W. O., van Leeuwen J. F. N., Fankhauser A. et Ammann B. 2000. Palynostratigraphy of the last centuries in Switzerland based on 23 lake and mire deposits: chronostratigraphic pollen markers, regional patterns, and local histories. *Review of Palaeobotany and Palynology* 108 (1-2): 85-142.
- van der Knaap W. O., van Leeuwen J. F. N. et Ammann B. 2001. Seven years of annual pollen influx at the forest limit in the Swiss Alps studied by pollen traps: relations to vegetation and climate. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117 (1-3): 31-52.
- van der Knaap W. O. et van Leeuwen J. F. N. 2003. Climate-pollen relationships AD 1901-1996 in two small mires near the forest limit in the northern and central Swiss Alps. *The Holocene* 13 (6): 809-828.
- van Geel B., Bohncke S. J. P. et Dee H. 1981. A palaeoecological study of an upper late glacial and Holocene sequence from "De Borchert", The Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31: 367-448.
- van Geel B., Hallewas D. P. et Pals J. P. 1983. A Late Holocene deposit under the Westfriesse Zeedijk near Enkhuizen (Prov. of Noord-Holland, The Netherlands): palaeoecological and archaeoecological aspects. *Review of Palaeobotany and Palynology* 38: 269-335.
- van Geel B., Bos J. M. et Pals J. P. 1986. Archaeological and Palaeoecological Aspects of a Medieval House Terp in a Reclaimed Raised Bog Area in North Holland. *Berichten van de Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek* 33: 419-444.
- van Geel B., Buurman J., Brinkkemper O., Schelvis J. et Aptroot A. 2003. Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science* 30: 873-883.
- van Geel B. et Aptroot A. 2006. Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia* 82 (3-4): 313-329.
- Vera F. W. M. 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. Wallingford: CABI Publishing, 528 p.

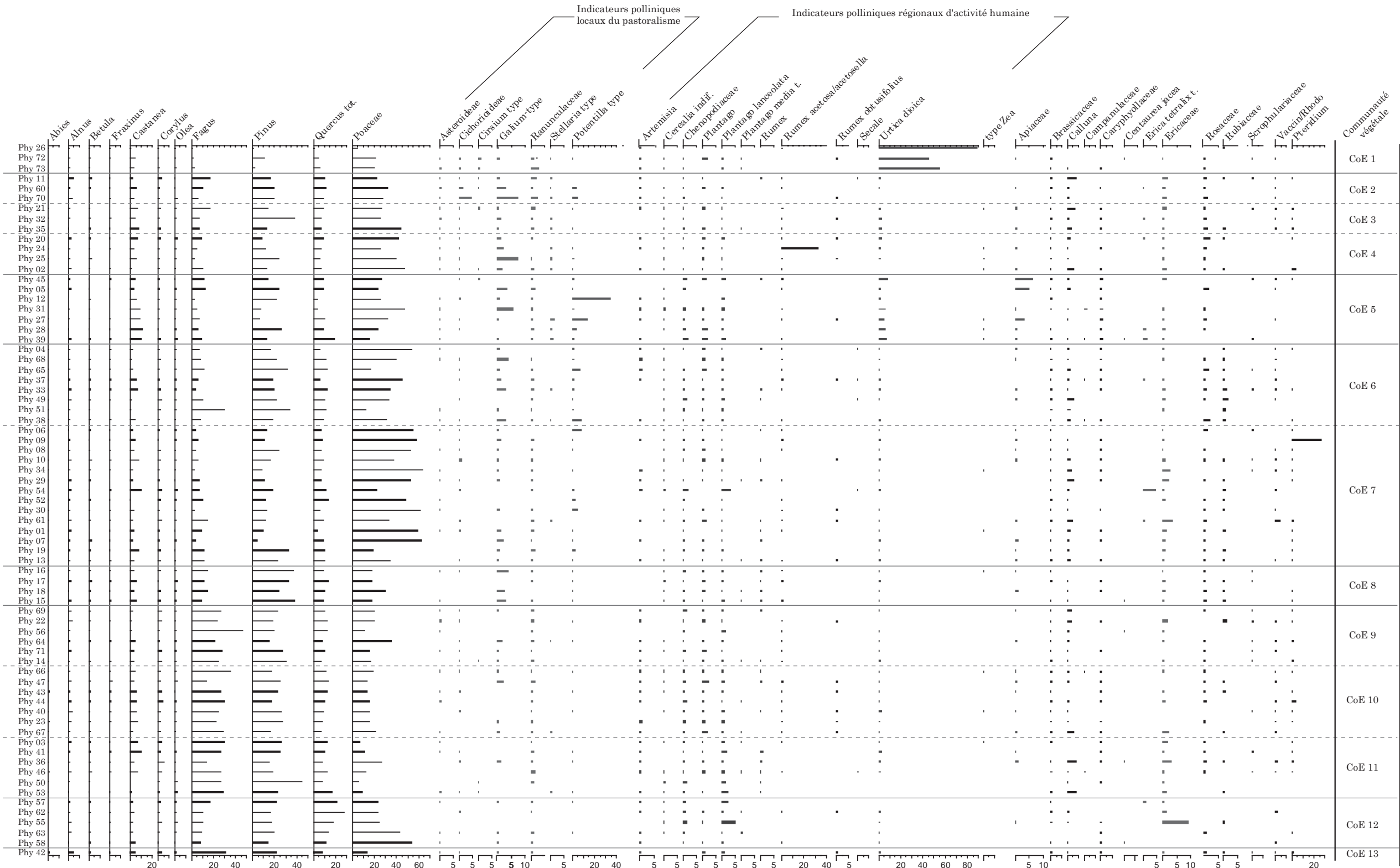
- Vittoz P. 1998. *Flore et végétation du Parc jurassien vaudois: Typologie, écologie et dynamique des milieux*. Université de Lausanne, Lausanne, 446 p.
- Vittoz P. 2003. *Pâturages et forêts du Parc Jurassien Vaudois. Guide du sentier des Amburnex*, 57 p. (Parc Jurassien Vaudois).
- von Arx J. A., Guarro J. et Figueras M. J. 1986. The Ascomycete Genus *Chaetomium*. *Nova Hedwigia* 84.
- Von Post L. 1916. Skogsträdpollen i sydsvenska torfmosselagerföljder (Forest tree pollen in south swedish peat bog deposits). *Geologiska foreningens i Stockolm forhandlingar* 38: 384-390.
- Vorren K.-D. 1986. The impact of early agriculture on the vegetation of Northern Norway. A discussion of anthropogenic indicators in biostratigraphical data. In: Behre K.-E., (éd) *Anthropogenic indicators in pollen diagrams*. Rotterdam: Balkema, p. 1-18.
- Wahl E. R. 2004. A general framework for determining cutoff values to select pollen analogs with dissimilarity metrics in the modern analog technique. *Review of Palaeobotany and Palynology* 128 (3-4): 263-280.
- Webb III T., Howe S. E., Bradshaw R. et Heide K. M. 1981. Estimating plant abundances from pollen percentages: the use of regression analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 34: 269-300.
- Webb T. I., Laeski R. A. et Bernabo J. C. 1978. Sensing vegetational patterns with pollen data: choosing the data. *Ecology* 59: 1151-1163.
- Wegmüller S. 1966. *Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des südwestlichen Jura*. Bern: Hans Hueber, 143 p. (Pflanzengeographische Kommission der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft).
- Wildi O. 1989. A new numerical solution to traditional phytosociological tabular classification. *Vegetatio* 81: 95-106.
- Wildi O. et Orloci L. 1996. *Numerical exploration of community patterns*, 2nd edition. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 171 p.
- Willemsen J., Van't Veer R. et van Geel B. 1996. Environmental change during the medieval reclamation of the raised-bog area Waterland (The Netherlands): a palaeophytosociological approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 94: 75-100.
- Wright H. E. J. 1967. The use of surface samples in quaternary pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2: 321-330.

Annexes

9.1 Annexe I : Diagramme pollinique simplifié des 71 échantillons de surface (mousses) du massif d'Iraty (Pays-Basque – France)

Diagramme pollinique simplifié des 71 échantillons de surface (mousses) du Massif d'Iraty (Pays-Basque, FRANCE)

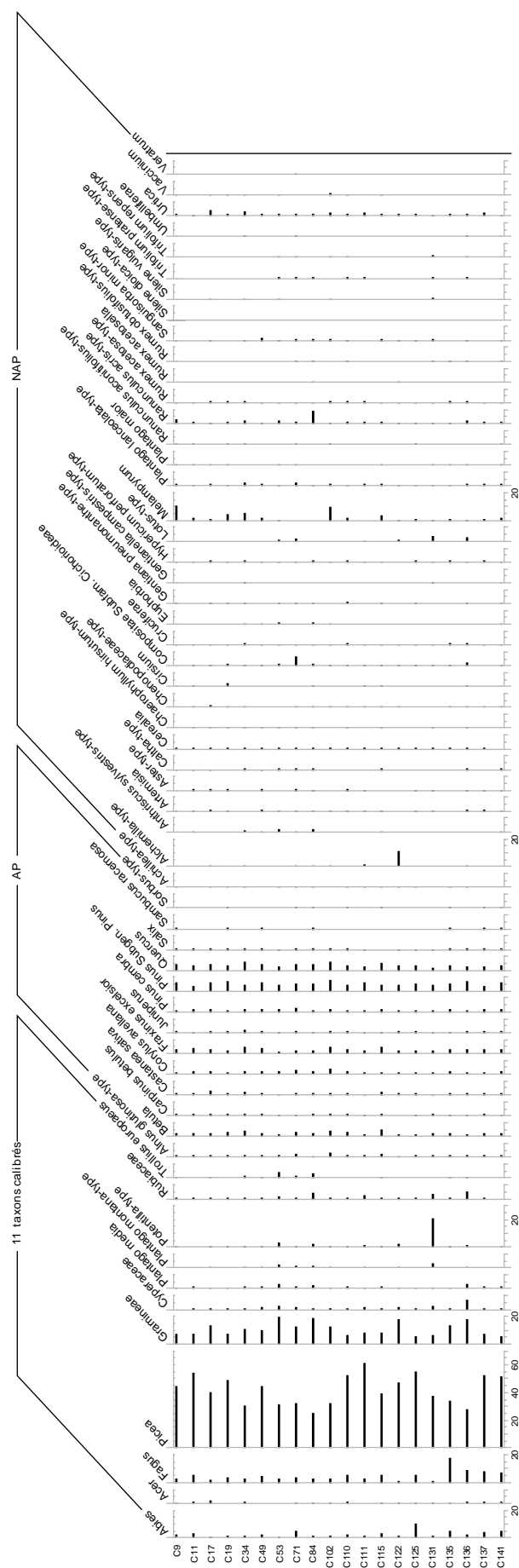
Echantillons collectés par Florence Mazier (septembre 2002) et analysés par Didier Galop (Laboratoire de Chrono-Ecologie, Besançon, France)



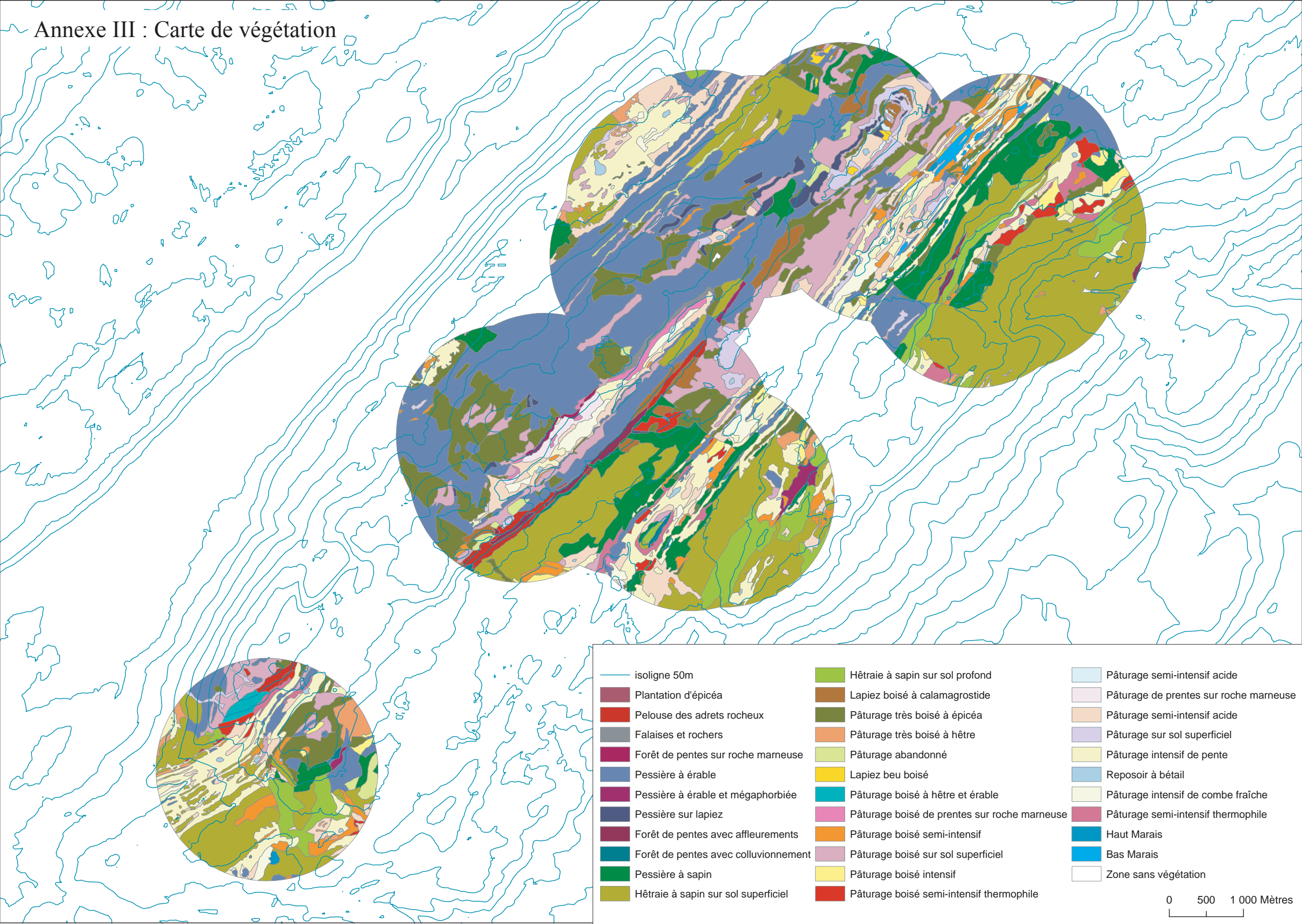
9.2 Annexe II : Diagramme pollinique simplifié des 20 échantillons de surface (mousses) du Massif jurassien (Parc Jurassien Vaudois, Suisse)

Diagramme pollinique simplifié des 20 échantillons de surface (mousses) du Massif Jurassien (SUISSE)

Echantillons collectés par Florence Mazier (septembre 2003) et analysés par Jacqueline van Leeuwen (Institut des plantes, Bern, Suisse)



9.3 Annexe III : Carte de végétation utilisée pour extraire les données de végétation pour une distance de 100-1500m des points de prélèvements polliniques



9.4 Annexe IV : Liste des figures et des photographies

Chapitre 1

Fig.1. 1 Relation linéaire pollen/végétation pour le taxon i d'après le modèle d'Andersen (1970). Les données polliniques sont exprimées en valeur absolue (grains de pollen/cm³...) et les données floristiques en valeur absolue (biomasse...). La pente de la droite représente la production pollinique du taxon considéré, et l'ordonnée à l'origine l'apport pollinique lointain de ce taxon..... 16

Fig.1. 2 : Les principaux facteurs affectant la relation pollen/végétation : la production pollinique (« pollen productivity »), la dispersion et déposition pollinique (« pollen dispersal and deposition »), la distribution spatiale des plantes (« spatial pattern of source plants ») et la taille du bassin (« basin size »). (Reproduit avec permission de Broström, 2002)..... 21

Fig.1. 3 : Paysage schématique présentant un grand et cinq petit lacs et leur « source pollinique » respective. La composition pollinique d'un petit lac s'exprime par la somme des grains de pollen provenant de la RSAP et de la végétation régionale. Le grand lac enregistre la végétation régionale comme l'apport pollinique régional, le même enregistré par les petit lacs. (Reproduit avec permission de Broström, 2002 et traduit en français par Mazier)..... 23

Fig.1. 4 : Les quatre étapes de « Landscape Reconstruction Algorithm ». (Sugita & Walker, 2000, Sugita, en préparation) pour reconstruire la végétation passée des sites d'études. Pour plus de détails, se référer au texte (Reproduit avec permission de Hellman 2005 (adapté de Sugita, non publié) et traduit en français par Mazier)..... 27

Chapitre 2

Fig.2. 1 : Répartition des échantillons du référentiel actuel (71 spectres polliniques) et localisation des tourbières (Artxilondo et Sourzay)..... 35

Fig.2. 2 : Illustration des différents niveaux d'organisation de la végétation intégrés dans l'approche phytosociologie synusiale (d'après Gillet et Gallandat, 1996)..... 38

Fig.2. 3 : Organigramme des procédures utilisées (Buttler, non publié) pour le traitement des relevés floristiques avec le logiciel MULVA-5 (Wildi & Orloci, 1996). 44

Fig.2. 4 : Analyse de redondance des spectres polliniques de surface. Calculs effectués à partir de la matrice 71 sites x 85 taxons et 71 sites x 37 variables explicatives. Forward selection de 15 variables et une covariable poudingue. Pondération 0.3 des échantillons 26, 72, 73. Représentation du plan des axes 1 et 2 des spectres polliniques actuels et des variables explicatives..... 57

Fig.2. 5 : Effet de la stratégie d'échantillonnage, systématique (b) ou aléatoire (c) sur l'allure de la courbe de la « likelihood function score », à partir d'un paysage simulé (a). Reproduit avec permission de Broström, (2005) 65

<i>Fig.2. 6 : Localisation des sites distribués aléatoirement sur la surface couverte par les cartes de végétation existantes de Vittoz (1998).</i>	67
<i>Fig.2. 7 : Processus des différentes étapes et des logiciels associés (groupés sous le nom de HUMPOL) pour estimer la source pollinique adéquate des grains de pollen (RSAP), la production pollinique et l'apport pollinique régional. La version actuel du programme contient plusieurs modules : MOSAIC v1.1 (Middleton & Bunting, 2004) pour créer un paysage, PolFlow v3.0 (Bunting & Middleton, 2005) pour l'extraction des données de végétation et la simulation de la dispersion et déposition pollinique. PolLog v3.0 formate les données pour les utiliser par PolERV v3.0 (Bunting & Middleton, 2005) ou ERV-v6 (module de POLLSCAPE, Sugita, non publié). Schéma adapté de Broström (2002).</i>	69
<i>Fig.2. 8 : Estimation de la RSAP des mousses à partir d'un paysage semi-ouvert simulé (a) et des trois modèles ERV (b). La RSAP correspond à la distance pour laquelle l'asymptote est atteinte, soit entre 700 et 800 m (b).</i>	71
<i>Fig.2. 9 : Définition des trois échelles pour les relevés de végétation, pour les 20 points de prélèvement.</i>	73
<i>Fig.2. 10 : Méthode d'analyse de la végétation pour la distance de 0 à 10 m du point central. Les relevés floristiques (estimation du pourcentage de recouvrement des espèces cibles) sont réalisés dans chaque cadrat d'une bande mètre. Reproduit avec permission de Broström et al., 2004 et traduit par Mazier.</i>	76
<i>Fig.2. 11 : protocole d'acquisition des données pour l'échelle 10-100m. Extraction des données floristiques à partir du SIG (cercle plus foncé) et estimation du recouvrement foliaire des ligneux le long des transects pour chaque intervalle de 10m.</i>	77
<i>Fig.2. 12 : Environnement paysager autour de chacun des 20 points de prélèvement (R= 1500 m). Pour les correspondances couleur / types de végétation, se reporter à l'Annexe III.</i>	79
<i>Photo 2. 1 : Photographie des montagnes basques (Mazier, 2002).</i>	31
<i>Photo 2. 2 : Photographies d'un reposoir à troupeaux (a) et d'un milieu extensif parcouru (b).</i>	36
<i>Photo 2. 3 : Photographie de la zone atelier de Sourzay, avec en premier plan la tourbière et le point de sondage indiqué par la flèche (Galop, 2003).</i>	50
<i>Photo 2. 4 : Paysage des pâturages boisés jurassiens (Mazier, 2003).</i>	61
<i>Photo 2. 5 : Techniques pour matérialiser les cadrats (a) et les intervalles d'un mètre (b) sur le terrain.</i>	76

Chapitre 3

<i>Fig.3. 1: The study area in southern France and the Iraty mountains of the Pays Basque. Location of the 71 modern analogues (dots) where pollen samples (moss polsters) and related vegetation data were collected. In the vicinity of the fossil pollen sequence (Sourzay's peat bog), the modern analogues are located along four transects with a stratification based on the degree of grazing and openness.</i>	89
<i>Fig.3. 2: Schematic representation of the two integration levels used for vegetation description, according to the integrated synusial method (adapted from Gillet and Gallandat, 1996).</i>	91

Fig.3. 3 : Principal Component Analysis (PCA) using Davis's indices of association (*A*), under-representation (*U*), and over-representation (*O*) (Davis, 1984). Groups according to the clustering are indicated with different symbols: 1:◆; 2:●; 3:▼; 4:■; 5:▲. The eigenvalues of the first three principal component axes are 0.135 (55.9%), 0.099 (40.9%) and 0.008 (3.2%), respectively. 98

Fig.3. 4: Redundancy analysis (RDA) of the modern pollen assemblages, using 13 explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (crosses) and quantitative variables with arrows), four passive variables (*italic*) and 61 pollen samples (points). The three first axes explain respectively 17.9, 6.2 and 5.4% of the total variation in the modern pollen data, and are all significant ($P < 0.001$ after 999 permutations). The vegetation types, i.e. elementary Coenotaxa (CoeE) are: : ○: CoeE2, △: CoeE3, ●: CoeE4, ◇: CoeE6, ◆: CoeE7, ▼: CoeE8, □: CoeE9/10, ■: CoeE11, ▲: CoeE12. a) Sites scores and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Site scores and environmental variables on RDA axes 1 and 3. 101

Fig.3. 5 : Principal Component Analysis (PCA) using the scores of a separate RDA with coenotaxa CoeE n°7 (dry heathland), indicative of vegetation openness, CoeE n°12 (semi-open oak forest), indicative of low soil richness, and CoeE n°2 (over-grazed community), indicative of high grazing pressure. Axis 1 and 2 represent 85% of the total variance. Abbreviations: *Abi*: *Abies*, *Ace*: *Acer*, *Aln*: *Alnus*, *Amb-typ*: *Ambrosia* type, *Api*: *Apiaceae*, *Art*: *Artemisia*, *Ast*: *Asteroideae*, *Bet*: *Betula*, *Bra*: *Brassicaceae*, *Bux*: *Buxus*, *Cal*: *Calluna*, *Cam*: *Campanulaceae*, *Car*: *Caryophyllaceae*, *Cen-jac*: *Centaurea jacea*, *Che*: *Chenopodiaceae*, *Cic*: *Cichoriodeae*, *Cir-typ*: *Cirsium*-type, *Cor*: *Corylus*, *Ech*: *Echium*, *Eri*: *Ericaceae*, *Eri-tet*: *Erica tetralix*, *Fab*: *Fabaceae*, *Fag*: *Fagus*, *Fra*: *Fraxinus*, *Gal*: *Galium*-type, *Hel*: *Helianthemum*, *Ile*: *Ilex*, *Jun*: *Juncus*, *Lab*: *Labiatae*, *Lil*: *Liliaceae*, *Lot-typ*: *Lotus*-type, *Mel*: *Melampyrum*, *Poa*: *Poaceae*, *Pla*: *Plantago*, *Pla-lan*: *Plantago lanceolata*, *Pla-med*: *Plantago major/media*, *Pin*: *Pinus*, *Que-tot*: *Quercus total*, *Pot-typ*: *Potentilla*-type, *Ran*: *Ranunculaceae*, *Rha*: *Rhamnus*, *Rub*: *Rubiaceae*, *Rum*: *Rumex*, *Rum-ace*: *Rumex acetosa/acetosella*, *Rum-obt*: *Rumex obtusifolius*, *Ros*: *Rosaceae*, *Sal*: *Salix*, *San-min*: *Sanguisorba minor*, *Scr*: *Scrophulariaceae*, *Ste-typ*: *Stellaria*-type, *Til*: *Tilia*, *Ulex-typ*: *Ulex*-type, *Ulm*: *Ulmus*, *Urt-dio*: *Urtica dioica*, *Vac-rho*: *Vaccinium/Rhododendron*. 102

Chapitre 4

Fig.4. 1 : The study area in Southern France and the Iraty mountains of the Pays Basque. Location of the 71 modern analogues (solid circles) where pollen and non-pollen palynomorphs samples (moss polsters) and related vegetation data were collected. The modern analogues are located, in the vicinity of the fossil sequence (Sourzay's peat bog), along four transects. Archaeological remains are also mentioned, with dated pastoral sites (solid rhomb) and other pastoral sites which are currently not dated (empty rhomb) 114

Fig.4. 2 : Depth-age relationship for Sourzay peat core. Errors bars show 2σ confidence interval. Linear interpolation and extrapolation used to infer the age of pollen samples is shown with line. 117

Fig.4. 3 : Redundancy analysis (RDA) of the modern pollen assemblages, using 13 explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (solid circles) and quantitative variables with solid arrows), four passive variables (*italic*) 61 pollen samples (empty points) and selected taxa (dotted arrows). The three first axes explain respectively 17.9, 6.2 and 5.4% of the total variation in the modern pollen data, and are

all significant ($P < 0.001$ after 999 permutations). Abbreviations of the variables, LOI: loss on ignition and the vegetation types, i.e. elementary Coenotaxa (CoeE) are: CoeE 2 (overgrazed lawn), CoeE 3 (overtrampled lawn), CoeE 4 (grazed wet vegetation), CoeE 6 (Heathland), CoeE 7 (encroached Heathland), CoeE 8 (fern fallow), CoeE 9 (open beech forest), CoeE 10 (semi-open beech forest), CoeE 11 (dense beech forest) and CoeE 12 (semi-open oak forest). Abbreviations of selected taxa: Art: *Artemisia*, Ast: *Asteroideae*, Cal: *Calluna*, Che: *Chenopodiceae*, Cic: *Cichoriodeae*, Cir-typ: *Cirsium*-type, Fag: *Fagus*, Gal: *Galium*-type, Poa: *Poaceae*, Pla: *Plantago*, Pla-lan: *Plantago lanceolata*, Pla-med: *Plantago major/media*, Pin: *Pinus*, Que-tot: *Quercus total*, Pot-typ: *Potentilla*-type, Ran: *Ranunculaceae*, Rub: *Rubiaceae*, Rum: *Rumex*, Rum-ace: *Rumex acetosa/acetosella*, Rum-obt: *Rumex obtusifolius*, Ste-typ: *Stellaria*-type, Urt-dio: *Urtica dioica*, a) Sites and taxa scores and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Sites and taxa scores and environmental variables on RDA axes 1 and 3. 122

Fig.4. 4 : Pollen diagram from Souzay's peat bog in the Iraty mountains of the Pays Basque. Unfilled curves show x10 exaggeration. Selected pollen types are shown and some are grouped as follow: Local Pastoral Pollen Indicators (LPPI), Regional Human Activities Pollen Indicators (RHAPI). 125

Fig.4. 5 : Non-pollen palynomorphs diagram from Sourzay's peat bog in the Iraty mountains of the Pays Basque. The non-pollen palynomorphs (NPP) are expressed as percentages of the total pollen sum. Selected NPP types are shown and grouped as follow: Coprophilous fungi, others fungal spores, algal and zoological types. 126

Fig.4. 6 : Plot of the 27 Sourzay fossil pollen samples (black dots) positioned as "passive" samples on the RDA axes with explanatory variables (nominal variables are given with their centroids (crosses) and quantitative variables with solid arrows) and four passive variables (italic). Clusters of sample scores (1-4) have been delimited by eye and are joined up in stratigraphical order. a) Fossil samples and environmental variables on RDA axes 1 and 2. b) Fossil samples and environmental variables on RDA axes 1 and 3. 128

Fig.4. 7 : Best modern analogues with identification of the best modern vegetation types analogues for each fossil pollen sample. a) SCDmin (dotted line) is the distance between the closest modern analogue and the fossil sample and SCDmax (close line) between the lowest modern analogue and fossil sample. When both SCDmin and SCDmax are more than 0.2 (cutoff values), no good analogues have been identified. b) Five modern vegetation types identified for each fossil pollen samples and their squared distance values, relevant SCD values are indicated in bold. 129

Fig.4. 8 : Synthetic figure with selected pollen and non-pollen palynomorphs taxa. Local Pastoral Pollen Indicators (with or without *Potentilla*-type), Regional Human Activities Pollen Indicators and coprophilous sum are shown. The grazing pressure has been estimated by projecting fossil samples onto the arrow of the explanatory grazing variable in the correlative model (Fig.4. 6b). No good modern analogs are indicated by *. Dated archaeological sites are mentioned and are localized on Fig.4. 1. 132

Chapitre 5

Fig.5. 1: The study area in pasture woodland of Jura Mountains, Switzerland. Location of 20 sites (dots) for pollen (moss polsters) randomly distributed on the existing vegetation maps. Zone to complete vegetation data outside the vegetation maps up to 1500 m from each sampling point is indicated by a line. 147

Fig.5. 2 : Vegetation design adapted from Broström et al. (2004) to collect vegetation data from 0 to 1500 m from sampling point. a) vegetation inventory per quarter within 0-10m distance (increment 1m), visual estimation of plant cover, b) vegetation inventory within 10-100 m (increment 10m) for tree taxa along 12 transects equally distributed per quadrat, visual estimation for tree cover and extraction from vegetation database (Vittoz, 1998) for herbs cover, c) interpretation of vegetation types beyond 100m (increment 1m) from CIR-aerial photos based on Vittoz's classification (1998). Extraction of tree and herbs cover from the database. 150

Fig.5. 3 : Likelihood function score plots for ERV analysis of the data set using a) three ERV submodels and 1/d distance weighting function, b) ERV submodel 1 and three distance-weighting function (taxon specific, 1/d and 1/d²). Identification of the RSAP for each case by quantitative approach (Sugita, unpublished). 157

Fig.5. 4 : Scatter plots of pollen and vegetation data for the 11 taxa included in the analysis, within the radius of the relevant source area (see Table 5. 4). Both taxon specific and 1/d distance weightings are indicated a) Original data with pollen proportion versus vegetation proportion; b) ERV submodel 3 with relative pollen loading versus absolute vegetation proportion, c) ERV submodel 1 with pollen proportion versus adjusted vegetation proportion. 159

Fig.5. 5 : Pollen productivity estimates (PPE) with standard deviation for 11 key taxa of the pasture woodland of Jura Mountains. Poaceae is set to unity, and the PPE values for the other taxa are expressed relative to Poaceae. Comparison of PPE obtained with ERV submodels 1 and 3 and both taxon specific and 1/d distance weighting function. 162

Fig.5. 6 : Comparison of PPE obtained in different part of Europe: from moss polsters in Southern Sweden (Broström et al., 2004), moss polsters in this paper, surface lakes sediments in Swiss plateau (Soepboer et al., accepted) and Denmark (Nielsen, 2004). The PPE are obtained by using ERV submodel 1, taxon specific distance weighting and Poaceae as reference taxa. See the text for explanation of the taxa involved in the comparison. 166

Chapitre 6

Fig.6. 1 : Calcul du coefficient de régression linéaire (R^2) de la relation pollen/végétation (distance de la RSAP) pour chacun des onze taxons inclus dans les analyses. Comparaison des résultats obtenus pour les deux sous modèles 1 et 3 avec la pondération du modèle de dispersion/déposition. 182

Fig.6. 2 : Production pollinique (PPE) et vitesse de chute (m/s) de 11 taxons caractéristiques des pâturages boisés du massif jurassien. Les PPE sont exprimés par rapport au taxon de référence Poaceae et calculés avec le sous modèle ERV 1, pondération modèle de Prentice (Prentice, 1985) et vitesse du vent fixé à 3m/s. 183

<i>Fig.6. 3 : Effet de la taille du bassin sur les valeurs de productions polliniques en utilisant les trois sous modèles ERV et la pondération du modèle de Prentice.</i>	190
<i>Fig.6. 4 : Localisation des trois grands lacs cibles sur les cartes de végétation Corine Land-Cover (CLC 90).</i>	193
<i>Fig.6. 5. Stratégie de validation du modèle REVEALS (Regional Estimates of Vegetation Abundance from Large Sites) pour estimer la végétation régionale à partir d'assemblages polliniques lacustres (grands lacs).Schéma adapté de (Sugita, en préparation)</i>	193
<i>Fig.6. 6 : Procédure de validation des scenarii paysagers par l'approche multi-scénario (schéma adapté de (Bunting, 2005)).</i>	195

9.5 Annexe V : Liste des tableaux

Chapitre 2

<i>Tableau 2. 1 : Liste des différentes strates et sous-strates utilisées dans le Pays-Basque avec les hauteurs indicatives et les abréviations utilisées correspondantes (d'après Vittoz, 1998)</i>	39
<i>Tableau 2. 2 : Récapitulatif des datations radiocarbone sur l'enregistrement de Sourzay, calibration avec le logiciel Calib Rev 5.0.1 (Stuiver M. et al., 2005).</i>	51
<i>Tableau 2. 3 : Tableau de correspondance entre les taxons polliniques et les plantes inventoriées sur les phytocénoses, indication de la présence simultanée des deux entités sur au moins une phytocénose. Les taxons pour lesquels les indices de Davis ont été calculés sont indiqués en gras.</i>	53
<i>Tableau 2. 4 : Liste des plantes (ou groupes de plantes appartenant au même rang taxonomique) présentes dans les phytocénoses mais absentes des assemblages polliniques. Les numéros indiquent leur fréquence relative dans les phytocénoses.</i>	54
<i>Tableau 2. 5 : Taxons polliniques dont les plantes respectives n'ont pas été inventoriées dans la végétation. Les taxons sont ordonnés de façon décroissante suivant leur fréquence relative sur la base des 71 spectres polliniques.</i>	54
<i>Tableau 2. 6 : Taxons exogènes, taxons hygrophiles et spores éliminés de la somme pollinique totale pour les calculs des analyses multivariées.</i>	55
<i>Tableau 2. 7: Vitesse de chute des grains de pollen (issu de différentes littératures) et production pollinique (relative au taxon Poaceae) pour huit taxons. Les valeurs de production pollinique sont issus de (*) Broström (2004), (**) Sugita (Sugita et al., 1999, Lauber & Wagner, 2000) et de (***) Sugita (1993, 1994). Pour les taxons Abies et Plantago montana, les valeurs ont été basées sur celles existantes de Picea et Plantago lanceolata.</i>	68
<i>Tableau 2. 8 : Composition floristique des communautés constituant le paysage simplifié. La surface couverte et le rayon des patchs de chaque communauté sont également indiqués.</i>	70
<i>Tableau 2. 9 : Correspondance entre les taxons polliniques et les plantes inventoriées dans les relevés de végétation.</i>	74

Chapitre 3

Table 3. 1: Synthetic presentation of the elementary coenotaxa that constitute the Iraty mountains pastoral landscape. Each coenotaxon (CoeE) is described by a list of syntaxa, numbered according to Table 3. 2

Erreur ! Source du renvoi introuvable. for the herbs layers (H: 1-14); the tree (A: 15-18) and shrub (B: 19-21) syntaxa are not presented in details (see explanation in Table 3. 2). The dominant SyE are listed (grey colour). The coenotaxa are: CoeE 1: cattle enclosure; CoeE 2: over-grazed lawn; CoeE 3: over-trampled lawn; CoeE 4: grazed wet vegetation; CoeE 5: mire vegetation; CoeE 6: heathland; CoeE 7: encroached heathland; CoeE 8: fern fallow; CoeE 9: open beech forest; CoeE 10: semi-open beech forest; CoeE 11: dense beech forest; CoeE 12: semi-open oak forest. CoeE 13, isolated site 96

Table 3. 2: Synthetic presentation of the herb synusial elementary syntaxa (SyE) of the Iraty Mountains pastoral landscape. Names are given according to the main featuring species (grey bars). Each elementary syntaxon is described by a specific list of species (differential species in grey). Only the differential species are listed among the 135 species inventoried. Relative frequency (RF) classes are indicated for each species in each syntaxon; r: species represented in less than 10% of the relevés or in a single relevé; I: $10\% \leq RF \leq 20\%$; II: $20\% \leq RF \leq 40\%$; III: $40\% < RF \leq 60\%$; IV: $60\% < RF \leq 80\%$; V: $RF > 80$. Mean abundance-dominance values are also indicated according to the Braun-Blanquet scale. The syntaxa are: H1: *Urtica dioica*-*Cirsium palustre*; H2: *Rumex obtusifolius*-*Poa annua*; H3: *Trifolium repens*-*Poa annua*; H4: *Rumex acetosella*-*Galium saxatile*; H5: *Potentilla erecta*-*Agrostis curtisii*; H6: *Vaccinium myrtillus*-*Deschampsia flexuosa*; H7: *Oxalis acetosella*-*Deschampsia flexuosa*; H8: *Calluna vulgaris*-*Vaccinium myrtillus*; H9: *Ulex europaeus*-*Calluna vulgaris*; H10: *Molinia coerulea*-*Erica tetralix*; H11: *Viola palustris*-*Parnassia palustris*; H12: *Juncus acutiflorus*-*Eriophorum angustifolium*; H13: *Juncus effusus*-*Agrostis capillaris*; H14: *Pteridium aquilinum*-*Agrostis curtisii*..... 97

Table 3. 3 : Indices of association and representation from three different studies (this study, Bunting, 2003 and Hjelle, 1997) based on the classification of Bunting (2003). Indices of association (A), over-representation (O) and under-representation (U) for taxa present in both plant and pollen data sets. Strongly associated types: $A > 65\%$; Associated types: $50\% < A < 65\%$; Over-represented types: low A values, high O values and $U = 0$; Weakly associated types: low A values and relatively high values for both U and O; Unassociated types: $A = 0$ and high O and U values. 100

Chapitre 4

Table 4. 1 : Radiocarbon dates obtained on Sourzay record and on archaeological sites..... 116

Table 4. 2 : Forward selection of explanatory variables. Results of unrestricted Monte Carlo permutation tests (999 permutations) on the selected quantitative, semi-quantitative and nominal variables... 120

Chapitre 5

Table 5. 1 : Species composition of the vegetation types extracted from the data base of Vittoz (1998). Percentages were adjusted on 28 pollen taxa, present in both pollen and plant data and included in the analysis using ERV submodels..... 151

Table 5. 2 : Plant taxa in vegetation survey harmonized to pollen morphological type. The fall speed of pollen types used in Prentice model is extracted from literature or calculated with Stoke's law (Gregory, 1973) from measured diameter Beug (2004)..... 152

Table 5. 3 : Process to prepare the vegetation data combining data from the field and GIS..... 153

Table 5. 4 : Estimates of relevant source area (m) with the mowing-window method (Sugita, unpublished) for three ERV submodels and three distance weighting function. Corresponding likelihood function scores are calculated between RSAP distance up to the maximum vegetation distance survey..... 156

Chapitre 6

*Tableau 6. 1 : Synthèse des RSAP estimées, empiriquement ou par simulation, pour différentes régions et différents types/tailles de bassins. * Données empiriques obtenues à partir des cartes historiques AD 1800. Tableau reproduit avec permission de Broström (2002) et complété avec des données récemment publiées. ... 178*

Tableau 6. 2 : Synthèse des productions polliniques (29 taxons) acquises dans différents pays ou régions. Le type de matériel de surface, le taxon de référence et le sous modèle utilisé sont indiqués. Les modèles de diffusion et de déposition pollinique utilisés pour pondérer les données de végétation sont le modèle de Prentice (1985) pour les mousses et celui de Sugita (1994) pour les lacs. Le vent a été fixé à 3m.s^{-1} . Données publiées par a) Hjelle (1998), b) Broström (2004), c) Sugita et al. (1999), d) Mazier (chapitre 5), e) Bunting et al. (2005), f) Nielsen (2004) et g) Soepboer (accepté). 184

Tableau 6. 3 : Influence de la taille du bassin sur la source pollinique adéquate en utilisant les trois sous modèles ERV et la pondération du modèle de Prentice. Valeurs MV signifie valeurs du maximum de vraisemblance..... 189

Résumé

MODELISATION DE LA RELATION ENTRE PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE, VEGETATION ET PRATIQUES PASTORALES EN MOYENNE MONTAGNE (PYRENEES ET JURA)

Application pour l'interprétation des données polliniques fossiles

La reconstitution de la flore et des paysages anciens, mais également celle des pratiques, à partir des spectres polliniques fossiles, dépendent de notre connaissance des écosystèmes actuels. Ces reconstitutions requièrent une meilleure compréhension des communautés végétales actuelles et de leur image pollinique.

La calibration de la relation pluie pollinique actuelle / végétation a été étudiée selon deux approches dans des régions pastorales de moyenne montagne. Au Pays Basque, l'approche comparative a conduit à la discrimination des taxons transportés sur de longues distances et d'un ensemble d'indicateurs polliniques directement liés au pastoralisme. Dès lors, l'application de ces résultats aux données polliniques fossiles a permis de reconstruire à l'échelle locale les activités pastorales pour les 2000 dernières années. La lecture multi scalaire des données polliniques, l'utilisation combinée de plusieurs proxy (grain de pollen et microfossiles non polliniques) et la confrontation avec d'autres disciplines (archéologie pastorale, histoire) fournissent une meilleure lecture du fonctionnement des systèmes pastoraux, de leur dynamique et de leur signification. Parallèlement, le modèle Extended R-value a permis d'identifier la végétation à l'origine des grains de pollen conservés dans les mousses du paysage jurassien (rayon de 300m). Ainsi, les productions polliniques ont été estimées pour les taxons caractéristiques de ce paysage et constituent l'étape préliminaire pour simuler et reconstituer quantitativement les paysages anciens.

Ces approches apportent désormais une lecture plus concrète de la structure et de la composition des paysages passés et de l'impact des pratiques pastorales sur l'environnement passé. Elles constituent des outils potentiels pour des modèles prédictifs (climat, écologie...)

Mots clés : Relation pollen/végétation, analyses multivariées, modélisation, production pollinique, aire source pollinique, marqueurs polliniques du pastoralisme

Abstract

MODELLING MODERN POLLEN ASSEMBLAGES, VEGETATION AND PASTORAL ACTIVITIES IN MIDDLE RANGE MOUNTAINS (PYRENEES AND JURA)

Applications for the interpretation of fossil pollen records

The reliability of pollen analysis as a tool for the reconstruction of past vegetation and landscape depends on our knowledge of modern ecosystems. These reconstructions involve precise understanding of modern plant communities and how they are reflected in pollen assemblages.

The calibration between present pollen deposition and vegetation has been studied with two approaches in pastoral areas of middle range mountains. In Pays Basque, the comparative approach differentiated well dispersed pollen taxa and a pool of pollen which indicates local grazing activities. These results were used to reconstruct local pastoral activity from fossil pollen records for the last 2000 years. Multiscale interpretation of pollen assemblages, use of multiproxy (pollen and non pollen palynomorphs) and complementary information from other fields (pastoral archaeology, history) give a better understanding of spatial dimensions and intensity of pastoral activities. In the Jura Mountains, Extended R-value model was used to estimate the relevant source area of pollen assemblages deposited in moss polsters (Radius of 300 m). Pollen productivity estimates were calculated for several taxa characteristics of woodland pasture landscape. This set of data is the first step for quantitative reconstruction of past landscape.

These approaches aim to assess the structure and the composition of past landscape and to evaluate pastoral impact on past ecosystems. They will provide useful information for predictive models in various disciplines (climate modeling, nature conservancy...)

Keys words: pollen/vegetation relationships, multivariate analysis, models, local pastoral pollen indicators, pollen productivity, relevant source area of pollen